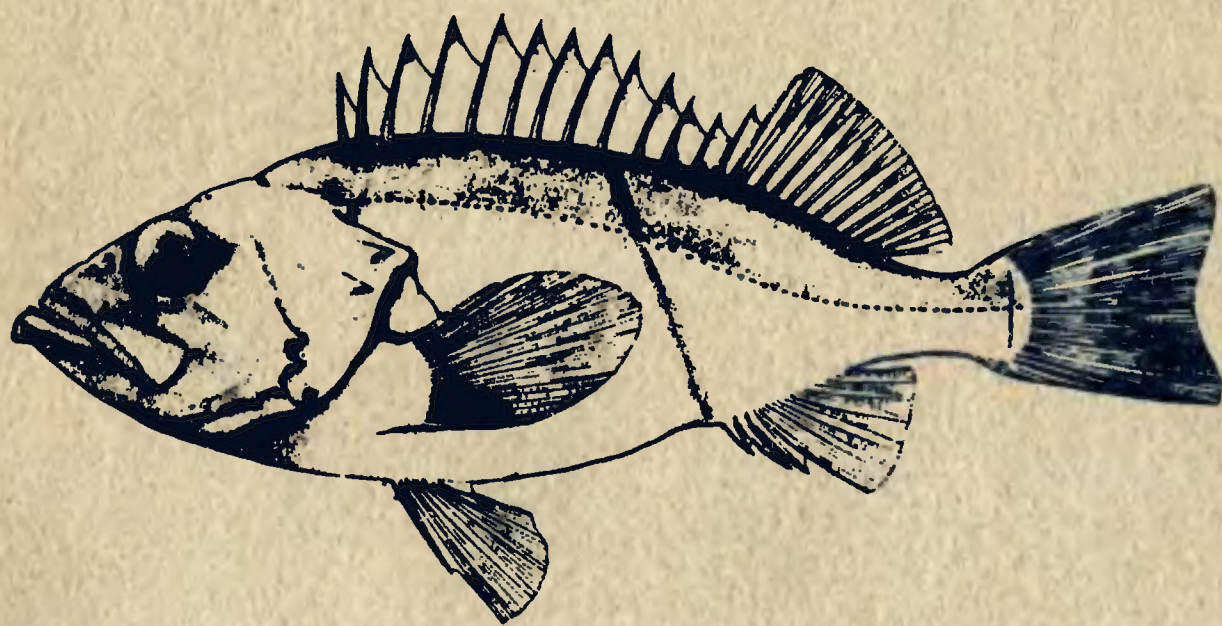


VISIT...

LANZAROTE
Caliente.COM

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ

БИОЛОГИЯ
И ФИЛОГЕНИЯ РЫБ



АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ТРУДЫ ЗООЛОГИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА
ТОМ 201

БИОЛОГИЯ И ФИЛОГЕНИЯ РЫБ

Под редакцией В. М. Коровиной

ЛЕНИНГРАД
1989

BIOLOGY AND PHYLOGENY OF FISHES

Главный редактор
директор Зоологического института АН СССР
О. А. Скарлато

Редакционная коллегия:

*Я. И. Старобогатов, Ю. С. Балашов, Л. Я. Боркин, И. С. Даревский,
В. А. Заславский, И. М. Кержнер, В. А. Тряпцын, И. М. Фокин,
В. В. Хлебович, М. Г. Петрушевская, С. Я. Цалолихин*

Рецензенты:

О. Ф. Иванченко, Н. И. Литвиненко

В сборнике публикуются результаты исследования рыб, в основном имеющих важное промысловое значение, а также рыб, являющихся объектами разведения. На основании обобщения комплекса данных предложена новая классификация семейства лососевых, рассмотрены вопросы их происхождения и расселения. Выявлены краниологические признаки реципрокных гибридов лосось $\times$ кумжа, которые отличают их от родительских форм и подтверждают разнородность популяций при искусственном их воспроизводстве. Изучен ранний морфогенез пищеварительного тракта карпа, что важно для правильной организации подращивания его молоди. Прослежены основные эволюционные преобразования подглазничных костей карповых рыб. Подтверждена видовая самостоятельность антарктического макруруса и приводятся отличия его от близких видов. Выявлена большая однотипность хромосомных наборов белокровных рыб, что свидетельствует о консервативном характере их кариотипов. Изучение 17 отпечатков верхнемиоценовых морских окуней Калифорнии показало, что они относятся к 8 видам, все входят в состав подрода *Sebastodes* и, в общем, очень похожи на своих потомков. Обобщены данные по биологии каменного окуня-черны банки Кампече Мексиканского залива. Выявлены четкие видовые особенности отолитов у 5 видов липаровых рыб Баренцева моря. Сборник предназначен для ихтиологов, специалистов рыбного хозяйства, преподавателей и студентов биологических факультетов высших учебных заведений.

ПРЕДИСЛОВИЕ

В настоящем сборнике публикуются 9 статей сотрудников и аспирантов лаборатории ихтиологии Зоологического института АН СССР. Некоторые статьи написаны в соавторстве с сотрудниками Государственного научно-исследовательского института озерного и речного рыбного хозяйства и Атлантического научно-исследовательского института морского рыбного хозяйства и океанографии. С применением разнообразных методик авторы изучали биологию и филогенетические отношения рыб, имеющих в основном важное промысловое значение, а также рыб, являющихся объектами разведения: лососевых, карповых, нототениевых, белокровных, скорпеновых и липаровых.

Сборник открывается статьей Е. А. Дорофеевой об основных принципах классификации и филогении лососевых рыб. Е. А. Дорофеева высказала мнение об объеме подотряда лососевых *Salmonoidei* и предложила новую классификацию семейства лососевых (*Salmonidae*). Основанием послужили материалы ее собственных исследований и опубликованные результаты других авторов. Обобщены данные по изучению внешней морфологии лососевых, строению их скелета, анатомо-гистологическим особенностям, характера эмбриогенеза, приведены результаты кариологического анализа. В статье рассмотрены вопросы происхождения и расселения лососевых.

Известно, что на некоторых рыболовных заводах при недостатке производителей икру лосося могут осеменить спермой кумжи и наоборот. Кроме того, гибриды этих рыб иногда при изменении условий возникают и на нерестилищах, поэтому в борьбе за чистоту популяций от гибридных форм важно было найти их опознавательные признаки. В результате изучения производителей лосося, кумжи и их реципрокных гибридов из рек Невы, Наровы и Тикшозера такие признаки были выявлены. У гибридов иная конфигурация черепа, иные в нем пропорции, чем у родительских особей (статья Е. А. Дорофеевой, Р. В. Казакова, С. А. Ильенковой, Е. В. Урбанас).

Изучены морфологические особенности, изменчивость и развитие в онтогенезе подглазничных костей карповых рыб и прослежены их основные эволюционные преобразования в филогенезе разных таксономических групп *Cyprinidae* (статья Н. Г. Богуцкой).

Несмотря на то, что карп — очень давний объект рыбоводства, формирование его органов пищеварения было недостаточно изучено, особенно на ранних стадиях, а вместе с тем знание развития пищеваритель-

ного тракта объектов рыбоводства необходимо для правильной организации подращивания молоди. В. М. Коровина, М. А. Дементьева и Е. П. Бондаренко, применяя гистологические методики, изучили ранний морфогенез пищеварительного тракта карпа, начиная с возникновения его зачатков в эмбриогенезе и кончая переходом личинок на экзогенное питание, и сделали это в сравнительном аспекте (по литературным данным) с развитием этого органа у сазана.

В статье И. А. Трунова и В. В. Константинова подтверждается видовая самостоятельность антарктического макруруса, приводятся морфологическая характеристика, отличия от близких видов и полные данные по распространению и глубинам обитания.

В. П. Природина изучала кариотипы 3 видов белокровных рыб. Сопоставляя результаты своего исследования с имеющимися в литературе данными по 4 другим видам семейства белокровных, она констатировала, что для всех 7 видов характерно большое кариотипическое единообразие (многохромосомный кариотип с $2n = 48$, при $NF = 50—60$). Это свидетельствует о довольно консервативном характере кариоэволюции в семействе и кариологически подтверждает его монофилетическое происхождение. Характер кариотипов позволил автору обсудить вопрос о родственных отношениях и параллелизме в группах родов белокровных рыб.

В распоряжении В. В. Барсукова было 17 отпечатков верхнемиоценовых морских окуней Калифорнии. Была произведена ревизия их систематического положения, установлено, что исследованные отпечатки относятся к 8 видам, 5 из которых — новые. Вопреки имеющимся в литературе представлениям, ни родовая, ни подродовая обособленность этих видов не подтвердилась: все они входят в состав подрода *Sebastodes* рода *Sebastes*. Верхнемиоценовые предковые виды в общем очень похожи на своих современных потомков.

П. Д. Гонсалес обобщил результаты своих исследований по биологии представителя семейства серрановых — каменного окуня-черны банки Кампече Мексиканского залива. Автор изучал размерную и возрастную структуру популяции, характер роста, размножения, питание и поведение этих рыб, распределение их в различных районах банки в связи с гидрологическими условиями.

Н. В. Чернова изучала отолиты 5 видов липаровых рыб из разных районов Баренцева моря. Выявлены четкие видовые особенности строения отолитов европейского липариса, липариса туникатус, горбатого липариса, чернобрюхого липариса и карепрокта Рейнгардта.

ОСНОВНЫЕ ПРИНЦИПЫ КЛАССИФИКАЦИИ И ФИЛОГЕНИИ ЛОСОСЕВЫХ РЫБ (SALMONIFORMES, SALMONOIDEI, SALMONIDAE)

Е. А. Дорофеева

Зоологический институт АН СССР, Ленинград

Объем подотряда Salmonoidei до настоящего времени остается дискуссионным. Результаты проведенных в последние годы остеологических исследований трактуются противоречиво. Часть исследователей включает в состав подотряда лишь лососевых (вместе с сиговыми и хариусовыми), выделяя корюшковых в особый подотряд Osmeroidei (Weitzman, 1967; McDowall, 1969; Сычевская, 1979), другие объединяют последних вместе с лососевыми в один подотряд Salmonoidei (Клюканов, 1975), выделяя при этом корюшек в особое надсемейство Osmeroidea (McAllister, 1968; Rosen, 1974).

За последние годы накопилось огромное число фактов, полученных методами кариологии, биохимической генетики, эмбриологии, гистологии и анатомии, которые не позволяют объединять корюшковых и лососевых в один подотряд. Среди особенностей, отличающих лососевых от корюшковых, прежде всего следует отметить, полиплоидное происхождение первых, с чем связано большое число хромосом и хромосомных плеч в их кариотипе и большое количество ДНК (Оно, 1973). Столь же существенные различия в строении оболочек яйцеклеток, в структуре желтка и расположении в нем жировых капель, а также в ходе раннего онтогенеза: в скорости сегментации мезодермы, в развитии кровеносной системы, в степени сформированности личинок при вылуплении (Коровина, 1978, 1982). Кроме того, лососевые, по сравнению с корюшковыми имеют низкую плодовитость, крупную икру, могут размножаться только в пресной воде, многие из них отличаются сложным нерестовым поведением, молодь большинства лососевых (кроме сигов) имеет пестряточную окраску (Коровина, 1977, 1980, 1982). Имеются и существенные анатомо-гистологические различия: в задней части средней кишки лососевых есть спиральный клапан, у корюшковых его нет; стенка передней части средней кишки у всех лососевых построена сложно, у корюшковых сравнительно примитивно (Коровина, Васильева, 1976). Все перечисленные особенности позволили В. М. Коровиной

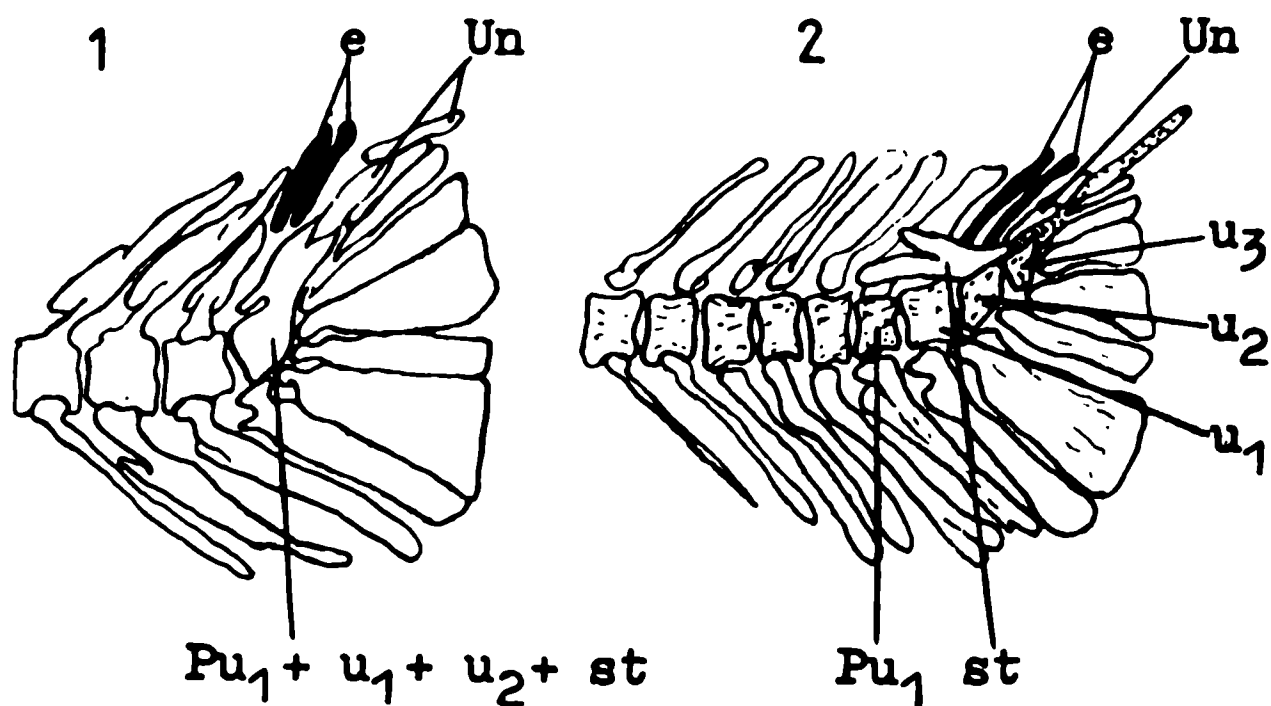


Рис. 1. Скелет хвостового плавника у Osmeroidei и Salmonoidei:
1 — *Hypomesus olidus* (Pallas) (Сычевская, 1976), 2 — *Salmo marmoratus* (Cuv.)
(Дорофеева и др., 1987). *e* — epurale, *Un* — uroneurale, *st* — stegurale; *Pu*, *u* —
позвонки

(1980, 1982) вслед за Вейтсманом (1967) прийти к выводу о необходимости выделения корюшковых в подотряд Osmeroidei.

Что касается остеологических признаков, до последнего времени играющих решающую роль в таксономических построениях, то у примитивных корюшковых имеется полная серия перихондральных окостенений в этмоидальном отделе черепа, у лососевых она отсутствует. Остеологические особенности, различающие лососевых и корюшковых, представлены на рис. 1, табл. 1. Остеологические особенности, сходные у лососевых и корюшковых, немногочисленны и подтверждают лишь мнение о примитивности обеих групп, так как эти особенности присущи и многим другим рыбам.

Таким образом, имеются все основания рассматривать корюшковых (вместе с аювыми, близкими корюшковым по всем перечис-

Таблица 1

Остеологические особенности, различающие лососевидных
и корюшковидных

Признаки	Лососевидные	Корюшковидные
Перихондральные окостенения в этмоидальном отделе <i>Supraethmoideum</i>	<i>Hypethmoideum</i> (у <i>Coregonidae</i> и некоторых <i>Salmonidae</i>) Непарный	<i>Hypethmoideum</i> , <i>infraethmoideum</i> , <i>exethmoideum</i> , <i>interethmoideum</i> Парный (непарный у <i>Hypomesinae</i>)
<i>Orbitosphenoideum</i>	Есть (нет у <i>Thymallus</i>)	Нет
<i>Basisphenoideum</i>	Есть	Нет
Зубы на <i>mesopterygoideum</i>	Есть	Нет
Предуральные и уральные позвонки	Не сливаются	Сливаются
Сейсмосенсорные каналы	Закрытые	Открытые

ленным признакам) и лососевых (включая сиговых и хариусовых) в ранге подотряда *Osmergoidei* и *Salmonoidei*.

Происхождение лососевидных, вероятно, связано с пресными водами, поскольку среди них нет ни одной формы, размножающейся в соленой воде и все древние находки этих рыб приурочены к континентальным отложениям. Это также свидетельствует о том, что начальные этапы эволюции группы проходили в пресных водах.

Лососевидные представляют собой компактную группу полиплоидного происхождения, по-видимому, давно (не позднее раннего палеогена) отделившуюся от основного ствола развития отряда *Salmoniformes*. Полиплоидное происхождение определило ряд особенностей в эволюции этой группы рыб (Дорофеева, 1977). Как известно, в группах, прошедших полиплоидизацию, резко замедляется темп морфофункциональной эволюции, по крайней мере, до тех пор, пока тетраплоидный геном не пройдет диплоидизацию (Васильев, 1983). Этим можно объяснить сравнительно небольшое число видов у лососевых и ряд примитивных черт строения, которые свойственны и другим низшим рыбам.

Второй особенностью лососевидных является чрезвычайно ярко выраженный параллелизм в появлении некоторых морфологических структур. Так, гомологическая изменчивость у лососевых выражена в независимом появлении перихондрального окостенения *hypethmoideum*, дополнительного ряда зубов на язычной пластине и зубов на *basibranchiale* в разных таксонах.

Третьей особенностью лососевидных является возникновение высокого уровня полиморфизма, что позволяет этим рыбам достигать огромного разнообразия адаптаций. В результате у многих видов возникает многоступенчатая внутривидовая структура, обеспечивающая им широкое расселение. Высокая приспособляемость лососевых к жизни в водоемах различного типа (и особенно в холодных олиготрофных с бедными ихтиоценами) позволила им в самом начале их дивергенции выйти из конкуренции и сыграла большую роль в эволюции и расселении всей группы.

Вид у лососевых представлен, во-первых, системой наследственно обусловленных географических и экологических рас, причем последние различаются между собой в той же мере, как и подвиды (географические расы), и при определенных условиях могут дивергировать до видового уровня. Во-вторых, виды состоят из эпигенетических группировок (проходные, озерные, речные, карликовые и т. д.), которые возникают в онтогенезе каждого поколения.

Таким образом, гомологическая и генетическая изменчивость и полиморфизм крайне затрудняют фенетическую классификацию у лососевых. В связи с этим для разработки системы необходимо использование комплексных подходов, не только на основании данных морфологии, эмбриологии и палеонтологии, но и с привлечением основных экологических особенностей и географического распространения, что позволяет установить не только признаки

различия, но и степень обособленности форм друг от друга. Для собственно лососевых наиболее характерными прогрессивными чертами являются переход к проходному образу жизни и возникновение сложной внутривидовой структуры.

Подотряд Salmonoidei представлен 3 хорошо обособленными группировками, которые рассматриваются как 3 подсемейства Salmoninae, Coregoninae, Thymallinae (Дорофеева и др., 1980; Norden, 1961; Kendall, Behnke, 1984). Решетников (1980) на основании комплекса различий считает возможным поднять ранг этих групп до уровня семейства Salmonidae, Coregonidae, Thymallidae, с чем, вероятно, в свете последних данных, можно согласиться. Краткая характеристика этих семейств представлена в табл. 2. К этому следует добавить, что в кариологическом отношении эти семейства представлены старыми полиплоидными формами, эволюция которых, по-видимому, шла независимыми друг от друга путями.

Наиболее дифференцировано семейство Salmonidae (по разным классификациям насчитывает от 6 до 10 родов), причем различия между его родами далеко не однозначны и не могут рассматриваться на одном уровне. Попытки отразить эти различия предпринимались давно, однако в большинстве случаев они сво-

Таблица 2

Особенности, различающие семейства лососевидных рыб

Признак	Coregonidae	Thymallidae	Salmonidae
Число лучей в D Чешуя	Не более 15 Крупная, округлая $1.1 < 120$	17 и более Средняя с зазубринами на переднем крае, $1.1 = 70-110$	Не более 16 Мелкая, округлая, $1.1 > 120$
Величина икры Hypethmoideum Orbitosphenoideum Межглазничная перегородка Parietalia	Средняя и мелкая Есть Есть Соединительно-тканная Обычно соприкасаются	Средняя Нет Нет Частично хрящевая Соприкасаются	Крупная Нет Есть Хрящевая Не соприкасаются
Supragraeoperculum Basibranchialium platturn	Нет Обычно нет (есть только у <i>Prosoprum</i>)	Нет Нет	Есть Обычно есть
Зубы	У некоторых видов слаборазвитые зубы на premaxillaria, palatina, vomer (у <i>Stenodus</i> на всех челюстных костях)	На premaxillaria и maxillaria, на vomer, palatina, dentalia, linguale platturn	На premaxillaria и maxillaria, vomer, palatina, linguale platturn

**Основные особенности подсемейств *Brachymystacinae*
и *Salmoninae***

Признак	<i>Brachymystacinae</i>	<i>Salmoninae</i>
Сошник	Короткий	Длинный (кроме <i>Salvelinus</i>)
Рукоятка сошника	Без зубов	С зубами (кроме <i>Salvelinus</i>)
Зубы на небной и сошнике	Без промежутка	С промежутком
Сенсорный канал чешуи <i>L. l.</i>	Открытый	Закрытый
Жировой плавник	Длинный, толстый	Короткий, тонкий
Число сомитов к концу эпиболии	14—17	25—58
Число витков спирального клапана средней кишки	43—53	23—31 (кроме <i>Salmothymus</i>)
Диплоидное число хромосом	92—84 (кроме <i>Parahucho</i>)	84—52
Половой диморфизм	Не выражен	Выражен хорошо
Образ жизни	Пресноводный (кроме <i>Parahucho</i>)	Пресноводный и проходной
Внутривидовые формы	Представлены слабо	Представлены хорошо

дились к разделению этого семейства на трибы, т. е. им придавался один уровень (Глубоковский и др., 1981; Holčík, 1982).

На основании анализа результатов комплекса исследований семейство *Salmonidae* хорошо разделяется на две большие группы в ранге подсемейств *Brachymystacinae* (роды *Brachymystax*, *Hucho*, *Parahucho*) и *Salmoninae* (табл. 3).

Таксономическое положение рода *Parahucho* не совсем ясно. Кариологические особенности ($2n=62$, $NF=100$, Анбиндер и др., 1985) этих рыб настолько уникальны, что по-видимому, этот род занимает особое место в подсемействе *Brachymystacinae*. Это подсемейство, вероятно, дивергировало от предковой формы первым, и один из его представителей (*Brachymystax lenok*) наиболее близок к ней. Ленок имеет форелеобразную внешнюю форму, живет только в пресной воде, внутривидовая структура у него не выражена, остеологические признаки по некоторым параметрам сходны с сиговыми и хариусовыми (рис. 2), кариотип его состоит из 92 хромосом ($NF=110—124$). Весьма близкий современному ленку вид описан из олигоцена Камчатки (Сычевская, 1986).

Подсемейство *Salmoninae*, включающее роды *Salvelinus*, *Salmo*, *Salmothymus*, *Parasalmo* и *Oncorhynchus*, также не однородно, что, видимо, связано с формированием одних родов в бассейне Тихого (*Parasalmo* и *Oncorhynchus*) и Атлантического (*Salmo*, *Salmothymus*) океанов, а родов *Salvelinus* и *Crystivomer* — в полярных бассейнах. Эти группировки могут рассматриваться в ран-

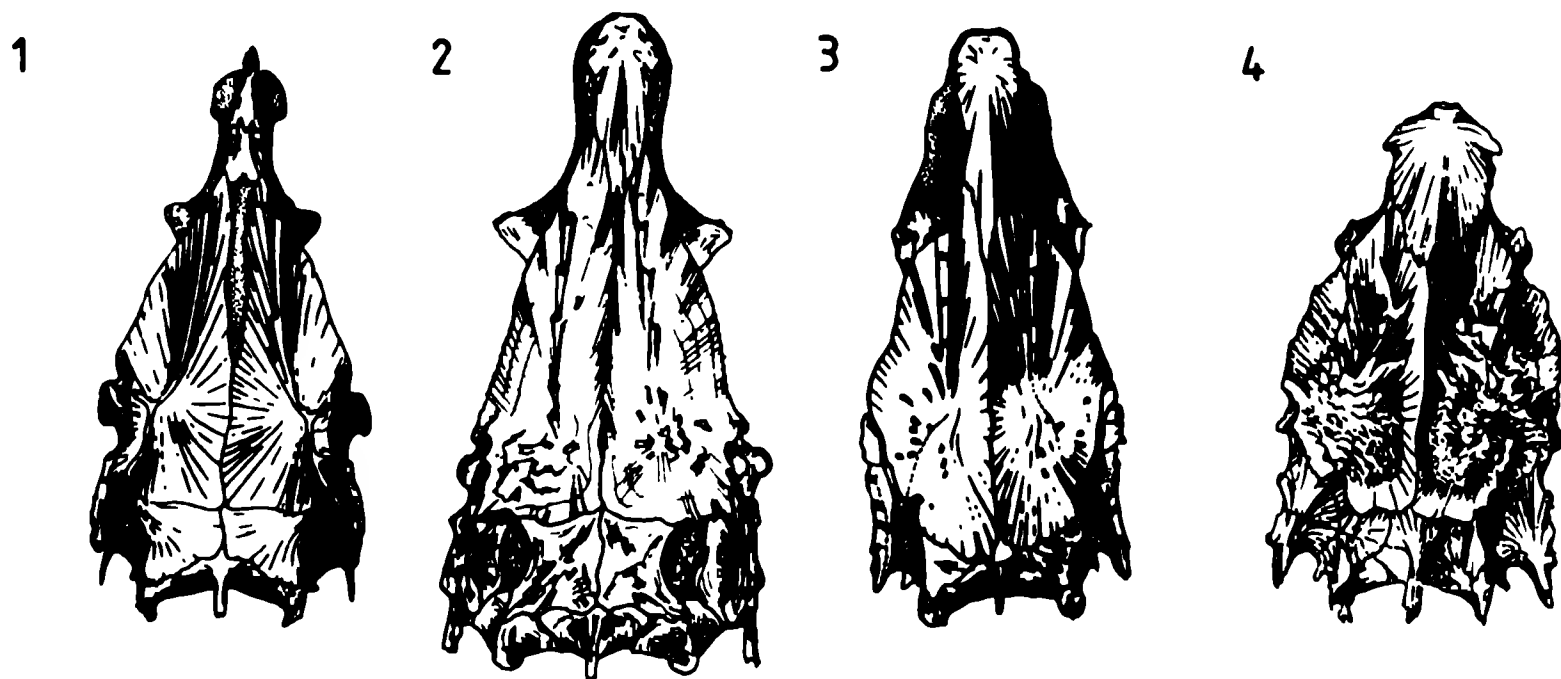


Рис. 2. Черепа лососевидных рыб (вид сверху):

1 — Coregonidae (*C. lavaretus*), 2 — Thymallidae (*Th. thymallus*), 3—4 — Salmonidae (*Brachymystax lenok*, *Salmo trutta*)

Рисунки заимствованы из работ Г. Х. Шапошниковой, В. А. Русских, Е. А. Дорофеевой

ге триб Oncorhynchini, Salmonini и Salvelinini (Дорофеева, 1988; Черешнев, 1989). Различия между трибами представлены в табл. 4.

Что касается трибы Salvelinini, то положение представляется пока спорным. Морфологически эти рыбы близки *Salmo*, но имеют ряд признаков, сближающих их с видами подсемейства Brachymystacinae (рис. 3). Возможно, что эта обширная группа, представляющая самостоятельную линию развития лососевых рыб, отделилась от предковой формы Salmonidae ранее других. Филогенетические отношения лососевых рыб представлены на рис. 4.

Лососевые (Salmonidae) известны, начиная с палеогена. Самые древние остатки лососевой рыбы рода *Eosalmo* описаны из

Таблица 4

Основные особенности, различающие трибы подсемейства Salmoninae

Признаки	Salvelinini	Salmonini	Oncorhynchini
Vomer	Короткий	Длинный	Длинный
Зубы на рукоятке vomer	Нет	Есть	Есть
Orbitosphenoideum Frontalia	Небольшой Соприкасаются впереди	Большой Соприкасаются впереди	Небольшой Не соприкасаются
Opisthoticum и pro- oticum	Не соприкасаются	Не соприкасаются	Соприкасаются
Форма supraethmo- ideum	С несколькими ло- пастями сзади	Раздвоен сзади	Раздвоен сзади
Восходящий отросток на праеахил- lage	Направлен вверх и хорошо развит	Направлен вверх и хорошо развит	Направлен назад, сливается с ко- стью
Темные пятна на теле	Нет	Есть	Есть
Географическое распространение	Циркумполярное	Европа, Азия, Сев. Африка	Бассейн Тихого оке- ана

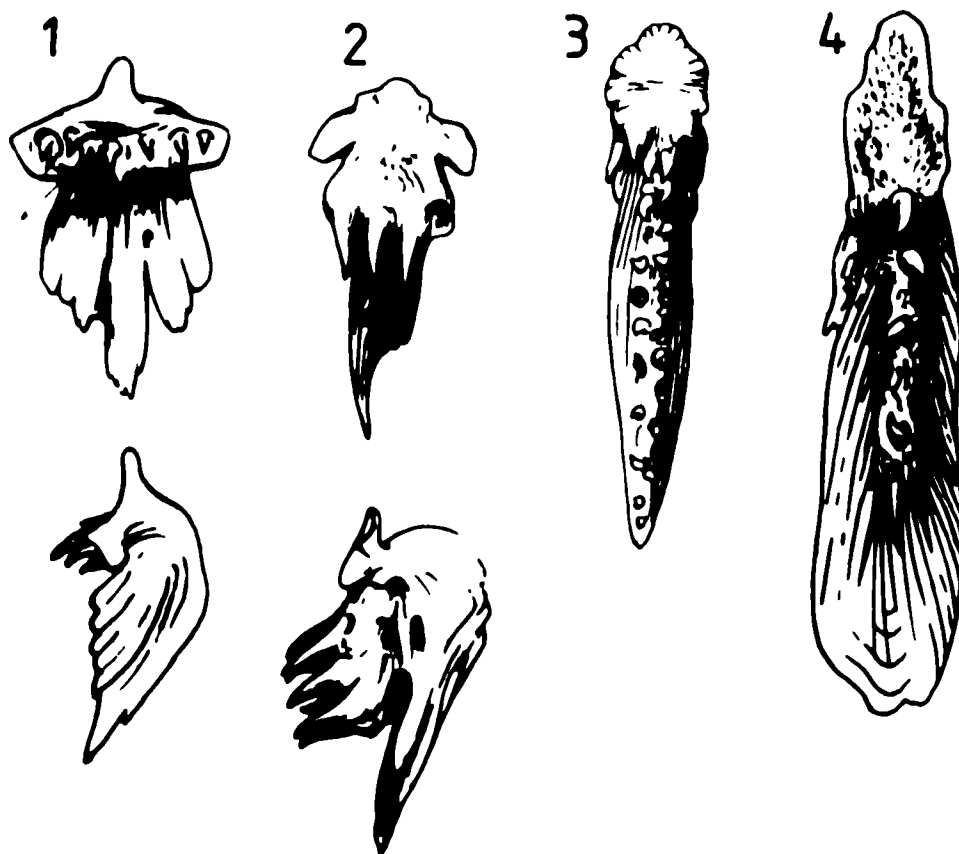


Рис. 3. Сошники у некоторых лососевых:
1 — *Brachymystax lenok*, 2 — *Salvelinus alpinus*, 3 — *Salmo letnica*, 4 — *Oncorhynchus masou*

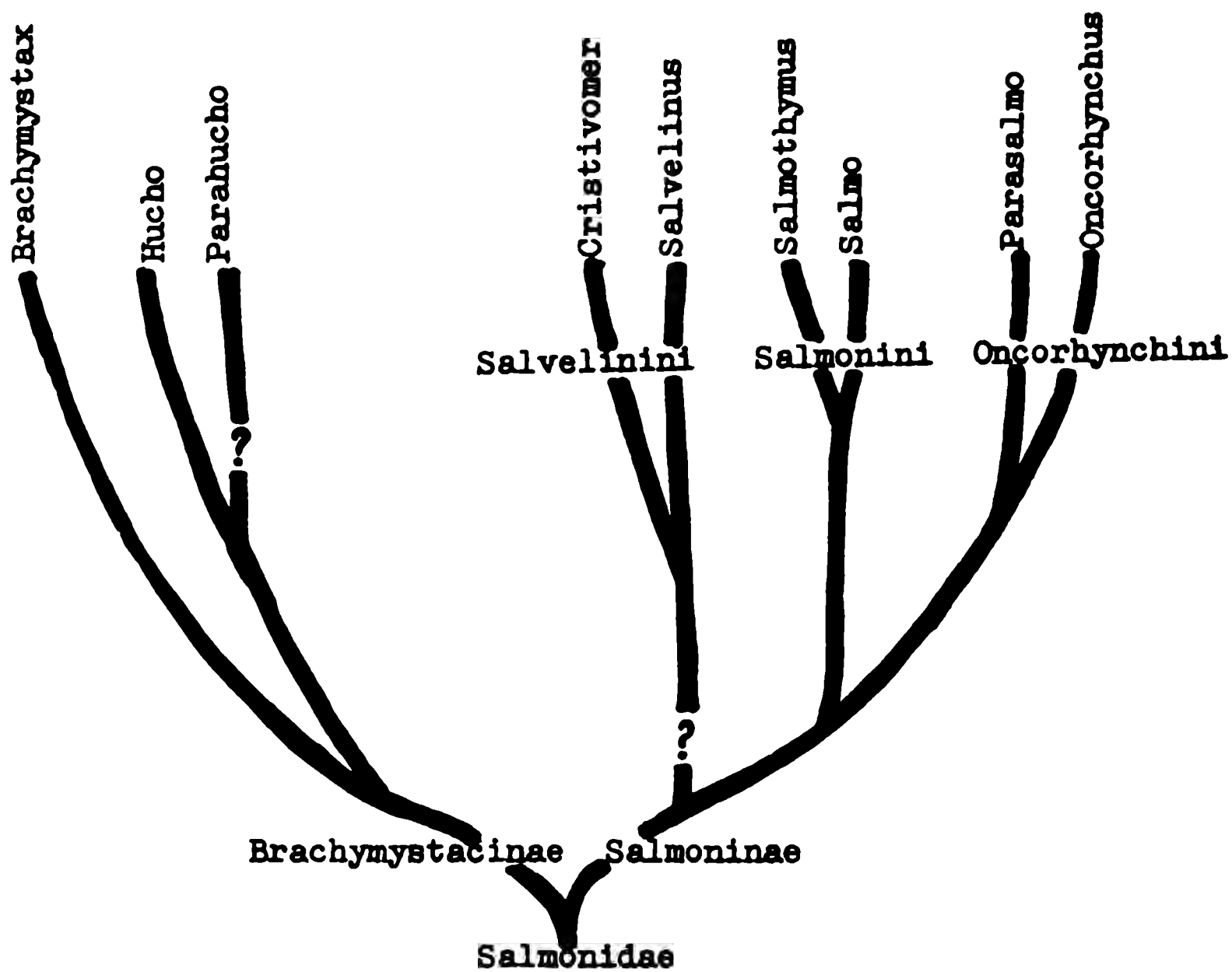


Рис. 4. Гипотетическая схема родственных отношений между родами лососевых рыб

эоценовых отложений Британской Колумбии (Wilson, 1977) и Камчатки (Сычевская, 1986). Из верхнего олигоцена Приморья известен род *Brachymystax*. По мнению Сычевской и Яковлева (1976), раннетретичные лососевые родов *Salmo* и *Oncorhynchus* морфологически были уже близки к современным и имели сходное распространение. Верхнетретичные остатки *Oncorhynchus* обнаружены в отложениях Приамурья и Приморья (Сычевская, 1979). На североамериканском континенте в плиоценовых отложениях Айдахо найден *O. salax* (Smith, 1975), из западных районов описан плиоценовый *Smilodonichthys* (Cavender, Miller, 1972), весьма близкий к *Oncorhynchus*. Достоверные находки *Salvelinus* известны из среднеплейстоценовых отложений Северной Америки (Miller 1969). Кавендер (Cavender, 1980) указывает возраст рода *Salvelinus* около 10 млн. лет, т. е. они имеют плиоценовый возраст; к этому же выводу пришли Викторковский (1977) и Глубоковский и др. (1981). Ископаемые остатки *Salmo* представлены лишь в верхнетретичных отложениях Южной Европы.

Распространение родов Salmonidae весьма своеобразно. В бассейне Тихого океана обитают почти все роды, исключая *Salmo* и *Salmothymus*. В то же время на североамериканском континенте отсутствуют *Hucho*, *Parahucho*, *Brachymystax* и *Salmo* (кроме молодого вида *S. salar*, проникшего туда, по-видимому, через Атлантический океан).

Современное географическое распространение лососевых и их палеонтологические находки позволяют предполагать, что начало формирования семейства Salmonidae в эоцене проходило в тихоокеанском регионе, преимущественно на азиатском побережье и территории Берингской суши (рис. 5). Расселение и дивергенция лососевых начались, вероятно, с олигоцена, чему способствовало похолодание климата и сильное изменение гидрографической сети этого района в олигоцен-миоценовое время.

Первым циклом дивергенции, вероятно, было отделение пресноводной ленково-тайменевой группировки, освоившей просторы Сибири и впоследствии проникшей на территорию Европы, где она сохранилась как реликтовая форма во время четвертичного оледенения в дунайском рефугиуме и где сейчас существует эндемичный вид *H. hucho*.

Формирование рода *Salvelinus* проходило в связи с расселением в северных арктических районах и разделением на две ветви: тихоокеанскую (более древнюю) и атлантическую, в плиоцен-плейстоценовое время.

Расселение родов *Oncorhynchus* и *Parasalmo* относится, видимо, к более позднему времени и тесно связано с приобретением ими способности к проходному образу жизни. Нив (Neave, 1958) выдвинул стройную теорию возникновения рода *Oncorhynchus* и его видов в плейстоцене в водах Японского моря. Согласно представлениям Глубоковского и др. (1981), формирование видов рода

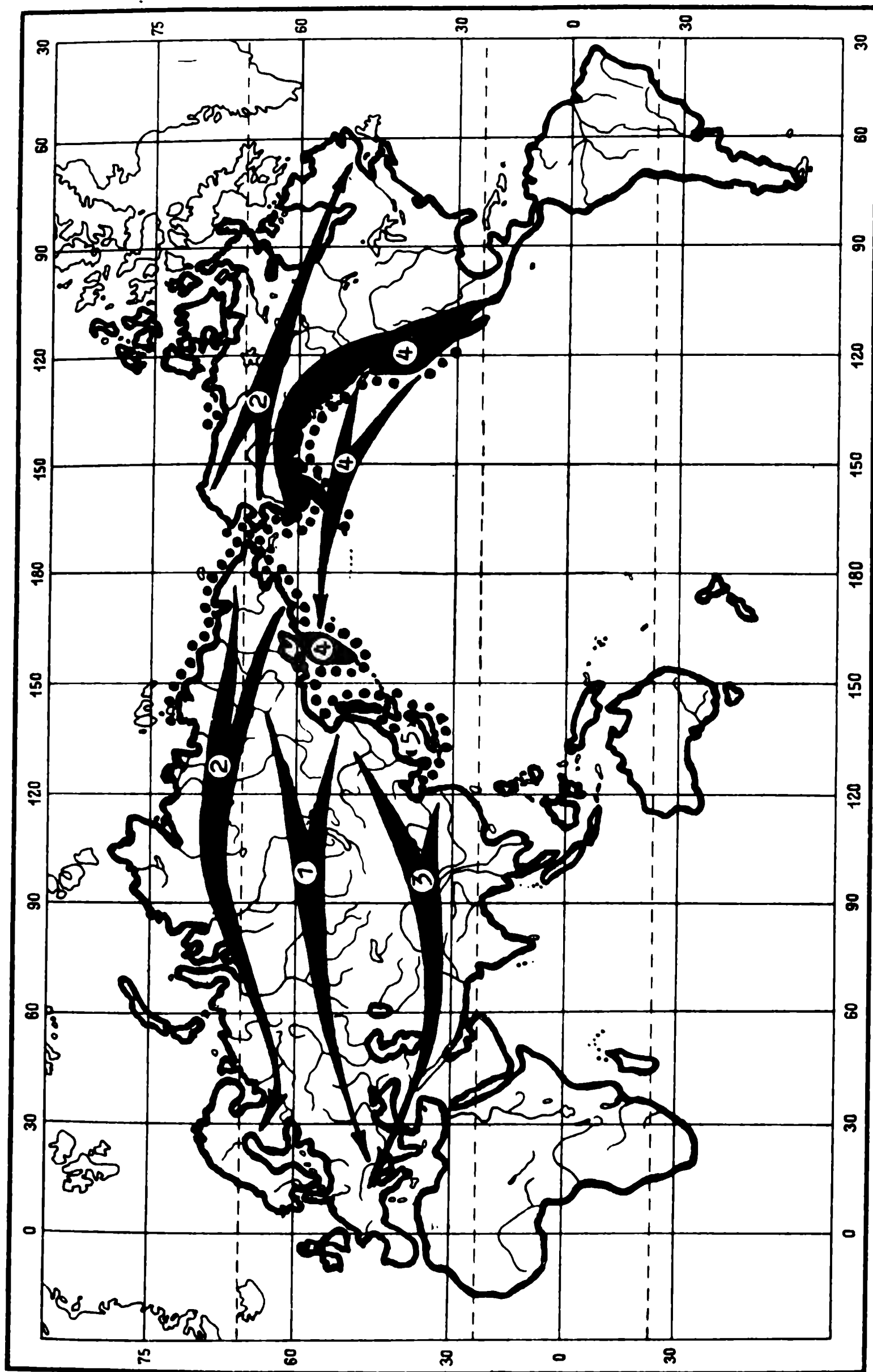


Рис. 5. Пути расселения лососевых рыб:
 1 — *Hucho*, 2 — *Salvelinus*, 3 — *Salmo*, 4 — *Parasalmo*, 5 — *Oncorhynchus*

Oncorhynchus связано с изоляцией предковой формы в отдельных рефугиях тихоокеанского региона.

Род *Parasalmo* по происхождению, видимо, тяготеет к американским берегам, где происходила его дифференциация на многочисленные виды. На Камчатку этот род распространился позднее, когда основная территория азиатского побережья была уже занята видами рода *Oncorhynchus*.

Формирование рода *Salmo*, по моему мнению, связано с историей моря Тетис, в раннем палеогене простиравшемся далеко на восток. Можно предположить, что форелеобразные предки рода *Salmo* жили в реках, впадающих в это гигантское море, и, возможно, уже тогда приобрели способность совершать морские миграции. Распространение этих форм в другие бассейны сдерживалось широким расселением рыб рода *Brachymystax*, занимающих те же экологические ниши, что и форели. Далее история расселения *Prosalmo* связана с сокращением Тетиса на границе эоцена и олигоцена и распадом его на отдельные водоемы, в результате которого завершилось формирование южных форм *Prosalmo*, среди которых много эндемиков, в том числе эндемичные роды *Salmothymus* и подрод *Platysalmo*. Проникновение *Prosalmo* в Европу могло осуществиться не ранее олигоцен—миоцена, так как в эоценовое время еще существовала североатлантическая связь Европы с Америкой, и эти рыбы проникли бы на территорию последней.

ЛИТЕРАТУРА

- Анбиндер Е. М., Глубоковский М. К., Показий Н. В. Кариотип сахалинского тайменя // Биология моря, 1982.— № 4. С. 59—60.
- Васильев В. П. Эволюционная кариология рыб.— М.: Наука, 1985.— 300 с.
- Викторовский Р. М. Механизмы видообразования у гольцов Кроноцкого озера.— М.: Наука, 1978.— 110 с.
- Глубоковский М. К., Глубоковская Е. Л. Пути эволюции тихоокеанских лососей рода *Oncorhynchus* // Рыбы в экосист. лососев. рек Дальнего Востока.— Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1981.— С. 5—66.
- Дорофеева Е. А. Использование данных кариологии для решения вопросов систематики и филогении лососевых рыб // Основы классификац. и филоген. лососевидных рыб.— Л.: ЗИН АН СССР, 1977.— С. 86—95.
- Дорофеева Е. А. Некоторые принципы классификации лососевых рыб (*Salmonidae*, *Salmoninae*) // Морфол. и систем. лососев. рыб.— Л.: ЗИН АН СССР, 1985.— С. 4—12.
- Дорофеева Е. А., Зиновьев Е. А., Клюканов В. А., Решетников Ю. С., Савваитова К. А., Шапошникова Г. Х. Современное состояние исследований филогении и классификации лососевидных рыб // Вопр. ихтиологии, 1980.— Т. 20.— Вып. 5 (124).— С. 711—751.
- Клюканов В. А. Положение корюшковых в системе отряда *Salmoniformes* // Вопр. ихтиологии, 1975.— Т. 15.— Вып. 1.— С. 3—20.
- Коровина В. М. Эмбриологические материалы, свидетельствующие о филогенетической близости корюшковых (*Osmeridae*) и аювых (*Plecoglossidae*) // Основы классификации и филогении лососевидных рыб.— Л.: ЗИН АН СССР, 1977.— С. 5—19.

- Коровина В. М. О структуре семейства лососевых (Salmonidae): материалы по строению икринок и некоторым особенностям морфогенеза // Морфология и систематика рыб.— Л.: ЗИН АН СССР, 1978.— С. 40—52.
- Коровина В. М. К построению естественной системы лососевидных (Salmonidae): материалы по особенностям размножения // Лососевидные рыбы.— Л.: ЗИН АН СССР, 1980.— С. 18—29.
- Коровина В. М. Положение корюшковых (Osmeridae) и аювых (Plecoglossidae) в системе рыб // Научн. тр. ГосНИОРХ, 1982.— Вып. 183.— С. 2—27.
- Коровина В. М., Васильева Н. Е. Сравнительно-гистологическое исследование кишечника некоторых костистых рыб и использование этих материалов для уточнения их филогенетических связей // Зоогеография и систематика рыб.— Л.: ЗИН АН СССР, 1976.— С. 157—183.
- Оно С. Генетические механизмы прогрессивной эволюции.— М.: Мир, 1973.— 227 с.
- Решетников Ю. С. Экология и систематика сиговых рыб.— М.: Наука, 1980.— 300 с.
- Сычевская Е. К. Ископаемые щуковидные СССР и Монголии.— М.: Наука, 1979.— 116 с.
- Сычевская Е. К. Пресноводная палеогеновая ихтиофауна СССР и Монголии.— М.: Наука, 1986.— 157 с.
- Сычевская Е. К., Яковлев В. Н. Современные представления о филогенетических взаимоотношениях лососеобразных // Лососевидные рыбы.— Л.: ЗИН АН СССР, 1976.— С. 111—112.
- Черешнев И. А., Скопец М. Б., *Salvelinus svetovidovi* en. et sp. nova — новая эндемичная глубоководная рыба из подсемейства лососевых (Salmonidae) из древнего озера Эльгыгитын (Центральная Чукотка) // Вопр. ихтиологии, 1989 (в печати)
- Cavender T. M. Systematics of *Salvelinus* from the North Pacific Basin // Chars. Hague, 1980.— P. 295—322.
- Cavender T. M., Miller R. R. *Smilodonichthys rostratus* a new Pliocene salmonid fish from Western United States // Bul. Mus. Nat. Hist. Univ. Oregon, 1972.— P. 1—44.
- Holcik J. Towards the characteristics of genera *Hucho* and *Brachymystax* (Pisces, Salmonids) // Folia Zool., 1982.— P. 369—380.
- Kendall A. W., Behnke R. J. Salmonidae: Development and Relationships // Am. Soc. Ichthyol. and Herpetol. spec. Publ., 1984.— N 1.— P. 142—149.
- McAllister . Evolution of branchiostegals and classification of *Teleostome fishes* // Bull. Nat. Mus. Canada.— Ottawa, 1968.— Vol. 221.— 239 p.
- McDowall R. M. Relationships of galaxioid fishes with a further discussion of salmoniform classification // Copeia, 1969.— N 4.— P. 796—826.
- Miller R. R. Origin and affinities of the freshwaters fish fauna of western North America // Publ. Amer. Assoc. Adv. Sci., 1959.— Vol. 51.— P. 187—222.
- Neave F. The origin of *Oncorhynchus* // Trans. Roy. Soc. Canada, Ser. III, sect. V.— Vol. 52.— P. 25—40.
- Norden C. R. Comparative osteology of representative salmonid fishes with particular reference to the grayling (*Thymallus arcticus*) and its phylogeny // J. Fish. Res. Bd. Canada, 1961.— Vol. 18 (5).— P. 679—791.
- Rosen D. E. Phylogeny and zoogeography of Salmoniform fishes and relationships of Lepidogalaxias Salamandroides // Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., 1974.— Vol. 153, art. 2.— P. 267—325.
- Weitzmann S. H. The origin of stomioid fishes with comments on the classification of salmoniform fishes // Copeia, 1967.— N 3.— P. 507—540.
- Wilson M. Middle Eocene freshwater fishes from British Columbia // Roy. Ontario Mus. Life Sci. Contributions, 1977.— N 113.— P. 1—61.

THE BASIC PRINCIPLES OF CLASSIFICATION AND PHYLOGENY OF THE SALMONID FISHES (SALMONIFORMES, SALMONOIDEI, SALMONIDAE)

E. A. Dorofeyeva

S u m m a r y

On the basis of generalisation of the data obtained by different methods an opinion on the volume of the suborder Salmonoidei is given. Classification of the family Salmonidae is proposed and problems of origin and distribution of salmonids are considered.

ОСОБЕННОСТИ МОРФОЛОГИИ ЧЕРЕПА АТЛАНТИЧЕСКОГО ЛОСОСЯ *SALMO SALAR* L., КУМЖИ *SALMO TRUTTA* L. И ИХ ГИБРИДОВ

Е. А. Дорофеева, Р. В. Казаков, С. А. Ильенкова,
Е. В. Урбанас

Зоологический институт АН СССР, Ленинград
Государственный НИИ озерного и речного рыбного хозяйства, Ленинград

В естественных условиях межвидовые гибриды лосось $\times$ кумжа появляются сравнительно редко благодаря наличию изолирующих механизмов, связанных главным образом с разобщением мест нереста. Лишь при антропогенном воздействии, вызывающем уменьшение площадей нерестилищ в местах совместного обитания, эти виды иногда нерестуют вместе, что приводит к появлению небольшого процента гибридного потомства (Абакумов, 1960; Payne et al., 1972; Solomon, Child, 1978; Митанс, 1979; Смирнов, 1979). Тем не менее доля гибридов между лососем и кумжей в некоторых реках значительна. Они появлялись за счет непродуманной работы рыбоводных заводов, допускающих бесконтрольную гибридизацию в основном в связи с нехваткой производителей в зрелом состоянии, а также использованием в рыбоводном процессе фертильных гибридов, по внешнему виду сходных с одним из родительских видов.

Гибридизация между лососем и кумжей, помимо нарушений генетической чистоты природных популяций, наносит значительный ущерб рыбному хозяйству. Экспериментально доказано, что гибридные формы имеют ряд особенностей, ухудшающих их рыбоводные качества. Среди этих особенностей — более низкая выживаемость личинок (особенно в процессе подращивания, когда смертность может достигать 60%), растянутое вылупление, сильная вариабельность в размере и массе икринок (Blanc, Chevassus, 1970; Казаков и др., 1980, Казаков и др., 1982). У самок гибридного происхождения, начиная со второго года жизни, в большинстве случаев наблюдаются нарушения в развитии яичников, которые часто дегенерируют, причем самки гибридов лосось $\times$ кумжа имеют большие нарушения, чем самки гибридов кумжа $\times$ лосось (Европейцева, Беляева, 1963). Самцы гибридов созревают на второй год жизни и могут нереститься повторно. В пресной воде у части гибридов отмечен более высокий темп роста в первый и

второй год выращивания (Европейцева, Беляева, 1963; Refstie, Gjerdem, 1975). В морской период производители гибридного происхождения не проявляют эффекта гетерозиса и, по-видимому, не имеют преимуществ перед родительскими видами (Refstie, 1983)

Неполноценность гибридов обусловлена, по-видимому, в значительной мере их кариотипическими особенностями. Диплоидный набор хромосом лосося $2n = 58$, $NF = 72$; кумжи $2n = 80$, $NF = 100$. В результате гибридизации возникают особи с несбалансированным хромосомным набором (Svårdson, 1945; Nygren et al., 1972), что не может не сказаться на их дальнейшем развитии. Есть данные, что гибриды первого поколения (F_1), как правило, фертильны; в дальнейшем их плодовитость сильно снижается, после чего наступает полная элиминация (Svårdson, 1945).

Изъятие гибридов из рыбоводного процесса связано с большой сложностью идентификации гибридных рыб по внешнему виду в связи с тем, что среди них имеются как гибриды первого поколения, так и гибридные формы разных поколений и от возвратных скрещиваний, поэтому степень их сходства с родительскими видами сильно варьирует.

В последние годы были предприняты исследования, направленные на поиск надежных критериев для выявления гибридных форм при отборе производителей. Удалось установить ряд особенностей гибридов, по некоторым из которых последние могут быть определены даже в полевых условиях. Во-первых, гибриды могут быть выявлены на основании числа и строения жаберных тычинок. У лосося в среднем на первой жаберной дуге имеются 20—22 тычинки, а у кумжи 18. Гибриды имеют 14—17 тычинок. Среди гибридов отмечены аномальные по числу и расположению тычинок особи, некоторые даже с разным числом тычинок на правой и левой жаберных дугах. У лосося все тычинки остроконечные, у кумжи крайние всегда бугорковидные, у гибридов встречается как та, так и другая форма (Казаков и др., 1982; 1984). Во-вторых, лосось и кумжа четко различаются формой ряда костей черепа. У гибридов выявлен комплекс костей (сошник, язычная, супраэтомид, межчелюстная), форма которых сочетает признаки родительских видов, хотя выражены они, как правило, в разной степени. Тем не менее гибриды, по внешнему виду, например, сходные с кумжей, могут быть без труда отличены по сошникам и межчелюстным костям (Казаков и др., 1982). Правильность идентификации гибридных форм может быть проверена по высокой изменчивости размера и массы икринок (Казаков и др., 1980), а также электрофоретически на основании видоспецифических аллелей (Beland et al., 1981; Johnson, Wright, 1986).

Задачей настоящей работы было продолжить выявление особенностей морфологии реципрокных гибридов лосось × кумжа и установить, как отражается гибридное происхождение производителей на строении их черепов в сравнении с родительскими формами. Мы пытались установить морфологические особенности

у самцов и самок отдельно, поскольку известно, что половозрелые особи обоих видов отличаются сильно выраженным диморфизмом. Кроме того, с целью выявления наиболее устойчивых признаков лосося и кумжи мы рассмотрели не только особенности совместно обитающих лосося и кумжи (р. Нарова), от которых происходят гибриды, но и остеологические признаки изолированных популяций лосося из р. Невы и кумжи из Тикшозера (Северная Карелия).

Материалом для работы послужили собранные в 1979—1980 гг. 33 экз. лосося и 37 экз. кумжи из р. Наровы, видовая принадлежность которых не вызывала сомнения, а также 27 экз. лосося из р. Невы и 35 экз. кумжи из Тикшозера, где гибридные формы заведомо отсутствуют. Гибридные формы, выявленные в период отлова производителей для рыбоводных целей в 1979—1984 годах в р. Нарове, представлены 13 самками и 38 самцами. Гибридное происхождение определялось на основании экстерьерных показателей: окраски, морфологии и числа жаберных тычинок и формы некоторых костей черепа. Часть самок дополнительно проверяли, используя в качестве критерия гибридного происхождения изменчивость размеров овулирующих икринок. В наших материалах, по-видимому, представлены как гибриды первого поколения, так и особи разных поколений от возвратных скрещиваний.

Сравнение проводили на основании различий в ширине и высоте черепов у лосося, кумжи и их гибридов. В работе были использованы наиболее информативные индексы промеров, по которым различаются эти 2 вида (Дорофеева, 1967, 1972). Анализ проводили, во-первых, по промерам различных частей черепа, выраженных в процентах длины основания черепа, что дало возможность сравнивать рыб разных форм по ширине и высоте черепа в целом, а также отдельных его частей. Во-вторых, использовали промеры выраженные в процентах ширины черепа в области *ptegotica*, что дает возможность оценивать конфигурацию черепа у каждой формы, т. е. устанавливать наиболее широкие и наиболее узкие области. Используемые две группы индексов имеют определенные ограничения. Первая группа (в процентах к длине основания) находится в значительной зависимости от степени развития брачного наряда, так как основание черепа при половом созревании сильно увеличивается за счет этмоидального отдела, особенно у самцов. Учитывая это, сравнение проводили между рыбами одинаковой стадии зрелости и одного пола. Вторая группа индексов (в процентах ширины черепа в области *ptegotica*) мало зависит от стадии зрелости, но к сожалению, дает весьма неполную информацию, поскольку отражает различия между видами лишь в форме черепа, но не в ширине (узкие и широкие черепа могут иметь одинаковые индексы). Вопрос о «стандартном» малоизменчивом в онтогенезе промере, относительно которого могли бы рассматриваться другие отделы, обсуждается ихтиологами, изучающими лососевых рыб, давно. Было установлено, что наименее изменчиво расстояние между фронтальными выступами *sphenotica* (Tchernavin, 1937) и между верхними отростками *ptegotica* (Романов, 1983; Горшков и др., 1979). Последний промер в последние годы широко используется в морфометрии тихоокеанских лососей и гольцов, но, как уже упоминалось, характеризует лишь наиболее узкие и широкие области черепа у конкретной рыбы, не показывая при

этом, узким или широким черепом обладает данная рыба в сравнении с представителями других форм.

Строение черепа лосося и кумжи изучалось многократно и детально описано в ряде работ (Bruch, 1861; Gregory, 1933; Tchernavin 1937; Серроваага, 1962; Дорофеева, 1967, 1972, 1979; Зелинский, 1976, 1985 и др.). На основании этих исследований, выполненных на рыбах из разных популяций (преимущественно на самках), выяснено, что лосось, по сравнению с кумжей, имеет в целом более узкий череп, особенно в затылочной области, с более вытянутым этмоидальным отделом и менее выдающимися над глазами лобными костями.

При анализе наших материалов из р. Наровы (табл. 1) это заключение в основном подтвердилось, но выявились некоторые новые закономерности. Действительно, самки лосося по сравнению с кумжей имеют в среднем более узкий череп на уровне *sphenotica* и *pterotica*, т. е. в затылочной части, которая мало изменяется при развитии брачного наряда. В то же время в передних отделах череп самок лосося, наоборот, шире, чем у кумжи, как по средним показателям, так и по пределам варьирования, хотя у обоих видов эти параметры достаточно сильно изменчивы. Что касается высоты черепа самок, то у лосося она больше, и лишь на уровне *supraoccipitale* череп кумжи несколько выше. По конфигурации черепа оба вида, по нашим материалам (табл. 2), различаются незначительно, так как расширение лобных костей в области глазниц присуще не только самкам кумжи, но и лосося, причем у кумжи этот признак крайне изменчив ($v = 11,3\%$).

Самцы лосося из р. Наровы по сравнению с самцами кумжи из других регионов имеют более широкий и высокий череп во всех отделах, т. е. и в затылочной, и в этмоидальной области, однако размах изменчивости у них настолько велик, что нередко превышает в 2—3 раза изменчивость черепа самцов кумжи. Это, вероятно, связано с большей степенью развития брачного наряда у лосося и с разной степенью его развития у лососей разных размеров. Широкие пределы колебаний рассматриваемых признаков у самцов сильно снижают достоверность полученных данных. Форма черепа у самцов обоих видов, по нашим данным, хотя и варьирует, все же дает основание полагать, что у самцов лосося, как и у самок, расширение лобных костей в области глазниц более постоянно, чем у кумжи. У последней наружные края орбитального отдела чаще бывают параллельны друг другу, а затем резко сужаются в этмоидальном отделе. Конфигурация черепа меньше зависит от степени развития брачного наряда, поэтому размах изменчивости здесь (см. табл. 2) более стабилен и не так высок у обоих видов.

Что касается полового диморфизма, то направленность его у обоих видов одинакова — самцы имеют более узкий и низкий череп.

Пропорции черепа лосося, кумжи и их гибридов из р. Наровы (% длины основания черепа)

Признаки	<i>Salmo salar</i> L.				<i>Salmo trutta</i> L.				<i>S. salar</i> × <i>S. trutta</i>			
	самки		самцы		самки		самцы		самки		самцы	
	<i>n</i> = 15		<i>n</i> = 18		<i>n</i> = 20		<i>n</i> = 17		<i>n</i> = 13		<i>n</i> = 38	
	lim, <i>M</i> ± <i>m</i>	<i>v</i>	lim, <i>M</i> ± <i>m</i>	<i>v</i>	lim, <i>M</i> ± <i>m</i>	<i>v</i>	lim, <i>M</i> ± <i>m</i>	<i>v</i>	lim, <i>M</i> ± <i>m</i>	<i>v</i>	lim, <i>M</i> ± <i>m</i>	<i>v</i>
Длина тела по Смит-ту, мм	470—930 <u>751,8</u>		495—680 <u>596,9</u>		530—760 <u>657,8</u>		410—670 <u>553,1</u>		605—940 <u>758,8</u>		450—650 <u>551,90</u>	
Длина основания черепа, мм	73,0—110,70 <u>93,39 ± 3,46</u>		66,8—117,0 <u>85,21 ± 3,14</u>		60,0—92,8 <u>77,4</u>		53,5—102,5 <u>77,55</u>		70,5—120,0 <u>92,65</u>		64,50—106,0 <u>78,76</u>	
Ширина рострума	24,83—33,04 <u>28,26 ± 0,66</u>	9,1	23,33—43,88 <u>28,09 ± 15,16</u>	16,9	24,93—33,14 <u>28,87 ± 0,49</u>	7,9	22,75—32,0 <u>25,95 ± 0,54</u>	8,5	23,41—32,58 <u>27,93 ± 0,87</u>	11,2	22,38—29,46 <u>26,08 ± 0,25</u>	6,0
Ширина на уровне ethmoidalia lateralia	30,9—51,94 <u>44,71 ± 1,31</u>	11,4	37,61—68,98 <u>44,42 ± 1,59</u>	15,1	30,83—47,80 <u>42,8 ± 0,96</u>	10,1	40,25—53,37 <u>43,57 ± 0,77</u>	7,3	44,05—54,10 <u>47,56 ± 0,93</u>	7,1	37,26—49,41 <u>42,00 ± 0,42</u>	6,0
Ширина лба	44,77—65,87 <u>53,30 ± 1,46</u>	10,6	43,59—81,63 <u>52,65 ± 1,99</u>	16,1	42,98—61,67 <u>52,16 ± 1,11</u>	9,5	40,25—56,67 <u>48,31 ± 1,05</u>	8,9	47,34—64,10 <u>54,0 ± 1,52</u>	10,2	40,84—57,98 <u>48,40 ± 0,71</u>	8,9
Ширина между наружными краями pterotic	45,29—68,04 <u>52,89 ± 1,40</u>	10,2	41,45—78,57 <u>51,25 ± 2,2</u>	16,6	49,4—58,14 <u>54,42 ± 0,64</u>	5,0	44,38—53,95 <u>48,32 ± 0,75</u>	6,4	50,61—62,50 <u>55,20 ± 1,10</u>	6,6	45,97—53,93 <u>47,37 ± 0,94</u>	11,4
Ширина между передними краями sphenotic	44,73—63,70 <u>51,55 ± 1,21</u>	9,1	40,17—72,24 <u>49,33 ± 1,72</u>	14,4	44,97—56,91 <u>52,02 ± 0,74</u>	6,4	44,38—56,60 <u>48,49 ± 0,70</u>	6,0	50,00—57,87 <u>54,32 ± 0,82</u>	5,4	41,32—53,53 <u>47,07 ± 0,43</u>	5,6
Высота на уровне ethmoidalia lateralia	25,35—33,42 <u>27,89 ± 0,62</u>	8,4	22,77—38,78 <u>25,94 ± 1,05</u>	16,2	21,13—31,33 <u>26,9 ± 0,57</u>	9,6	21,11—31,67 <u>24,5 ± 0,63</u>	10,6	18,07—30,06 <u>26,09 ± 0,91</u>	12,5	17,93—32,89 <u>25,19 ± 0,38</u>	9,2
Высота на уровне sphenotic	35,0—43,28 <u>39,85 ± 0,63</u>	5,9	34,15—57,14 <u>38,39 ± 1,41</u>	15,2	23,82—46,17 <u>39,95 ± 1,13</u>	12,6	33,13—42,0 <u>35,89 ± 0,57</u>	6,3	36,60—47,11 <u>40,63 ± 0,97</u>	8,2	33,00—44,56 <u>36,65 ± 0,51</u>	8,4
Высота на уровне supraoccipitale	36,82—46,27 <u>39,96 ± 0,70</u>	5,3	30,77—59,18 <u>39,45 ± 1,42</u>	15,3	37,72—48,45 <u>42,55 ± 0,56</u>	5,9	35,0—46,67 <u>38,96 ± 0,66</u>	6,9	38,71—49,20 <u>47,97 ± 0,80</u>	6,7	31,69—46,51 <u>37,68 ± 0,53</u>	8,6

Таблица 2

Пропорции черепа лосося, кумжи и их гибридов из р. Наровы (% ширины между наружными краями pterotica)

Признаки	Salmo salar L.				Salmo trutta L.				S. salar × S. trutta			
	самки		самцы		самки		самцы		самки		самцы	
	n = 15		n = 15		n = 18		n = 17		n = 13		n = 38	
	lim, M ± m	v	lim, M ± m	v	lim, M ± m	v	lim, M ± m	v	lim, M ± m	v	lim, M ± m	v
Длина тела по Смит-ту, мм	470—930 <u>751,80</u>		495—680 <u>596,90</u>		530—760 <u>657,80</u>		410—670 <u>553,10</u>		605—940 <u>758,80</u>		450—650 <u>551,90</u>	
Ширина между наруж-ными краями ptero-tica, мм	36,5—62,8 <u>49,44</u>		35,2—50,3 <u>41,61</u>		34,2—50,0 <u>43,04</u>		24,5—51,5 <u>37,54</u>		39,5—63,9 <u>43,61</u>		30,0—50,0 <u>33,32</u>	
Ширина рострума	45,38—68,42 <u>53,82 ± 1,51</u>	10,8	46,79—67,76 <u>54,90 ± 1,57</u>	10,7	45,16—59,14 <u>50,75 ± 0,49</u>	7,7	44,63—61,94 <u>53,30 ± 1,26</u>	9,7	42,75—58,31 <u>51,42 ± 1,33</u>	8,6	44,20—68,33 <u>54,84 ± 0,91</u>	9,5
Ширина на уровне ethmo- idalia lateralia	58,22—101,32 <u>85,08 ± 2,82</u>	12,8	71,96—103,85 <u>87,32 ± 1,78</u>	7,9	63,98—89,64 <u>79,70 ± 1,45</u>	7,5	78,54—103,23 <u>90,32 ± 1,65</u>	7,5	78,72—92,31 <u>87,02 ± 1,07</u>	4,1	75,36—106,67 <u>88,15 ± 1,13</u>	7,2
Ширина лба	87,10—120,79 <u>100,95 ± 2,12</u>	8,1	90,07—110,0 <u>103,9 ± 1,52</u>	5,7	70,42—109,64 <u>93,72 ± 2,56</u>	11,3	78,54—117,95 <u>100,25 ± 2,34</u>	9,6	87,29—106,7 <u>97,69 ± 2,27</u>	7,7	89,13—123,33 <u>102,39 ± 1,37</u>	7,5
Ширина между передни- ми краями sphenop- tica	85,13—111,84 <u>97,74 ± 1,49</u>	5,9	91,95—105,24 <u>97,54 ± 1,29</u>	5,1	84,19—113,95 <u>97,38 ± 1,88</u>	7,9	87,5—111,47 <u>100,77 ± 1,74</u>	7,1	91,06—105,38 <u>100,16 ± 1,52</u>	5,1	88,04—118,33 <u>99,20 ± 1,03</u>	5,9
Высота на уровне ethmo- idalia lateralia	41,56—63,79 <u>52,9 ± 1,42</u>	10,0	41,7—63,10 <u>50,65 ± 1,62</u>	12,0	36,88—52,08 <u>47,77 ± 0,99</u>	8,3	44,64—61,29 <u>50,74 ± 1,14</u>	9,2	43,74—54,59 <u>48,67 ± 1,15</u>	7,9	46,34—60,99 <u>53,16 ± 0,76</u>	8,0
Высота на уровне sphenotica	60,5—87,63 <u>75,6 ± 1,7</u>	8,4	67,55—85,71 <u>75,73 ± 1,17</u>	5,8	48,25—84,68 <u>71,51 ± 2,22</u>	12,8	64,29—84,63 <u>74,47 ± 1,29</u>	6,9	65,14—84,37 <u>75,17 ± 2,01</u>	7,5	70,12—90,0 <u>77,75 ± 0,95</u>	6,8
Высота на уровне supraoccipitale	60,5—92,11 <u>76,4 ± 1,98</u>	9,3	69,24—90,71 <u>77,45 ± 1,44</u>	7,2	72,92—84,82 <u>77,97 ± 0,78</u>	4,1	74,39—90,32 <u>80,60 ± 1,11</u>	5,7	66,06—84,86 <u>78,27 ± 1,57</u>	6,7	68,35—88,24 <u>79,54 ± 0,85</u>	6,1

При сравнении черепов лосося из р. Наровы с черепами лосося из Невы (табл. 3) можно отметить, что невский имеет более узкий и низкий череп в затылочном отделе и более широкий в орбитальном и этмоидальном отделах, причем самки отличаются по всем параметрам значительно (табл. 4). Самцы же имеют очень высокую степень изменчивости, что сильно затрудняет их сравнение со столь же изменчивыми самцами р. Наровы. Череп у самцов из Невы несколько шире, чем у самок.

Известно, что озерные формы лосося, как правило, отличаются от проходных и экстерьерными показателями, и остеологическими (Смирнов, 1979; Зелинский, 1985). Данные по озерным формам кумжи имеются лишь по экстерьерным показателям (Мельянцев, 1951; Евсин, 1969; Казаков, 1983; Дорофеева, 1985; и др.), по которым они также отличны от морских проходных. Остеологически в этом отношении они, к сожалению, не исследованы. Согласно нашим данным, кумжа из Тикшозера имеет более широкий и высокий череп в затылочной области, чем кумжа из р. Наровы, причем это в равной мере относится к обоим полам (см. табл. 3). Кроме того, у кумжи из Тикшозера сильно расширены лобные кости в области глазниц, как у самцов, так и у самок. В целом же половой диморфизм у рыб из этого водоема выражен слабее, чем у кумжи из р. Наровы.

Изученные гибридные рыбы из р. Наровы проявляют ряд особенностей по сравнению с родительскими формами (см. табл. 1 и 2). Самки гибридов имеют самый широкий и высокий затылочный отдел черепа, причем не только в сравнении с лососем и кумжей из Наровы, но даже и при сравнении с широкими черепами самок озерной кумжи. По ширине лба самки гибридов сходны с лососем и превосходят кумжу из р. Наровы. По остальным показателям они занимают промежуточное положение. Гибридные самцы по многим показателям ширины черепа близки к кумже, а по некоторым занимают промежуточное положение между лососем и кумжей, имея расширенный орбитальный отдел и роstrum (см. табл. 3). Обращает на себя внимание сильно выраженный половой диморфизм у гибридов — череп самцов намного уже и ниже черепов самок, особенно в затылочной области.

На основании проведенного исследования можно сделать некоторые общие заключения относительно морфологических различий между кумжей, лососем и их гибридами. Как уже отмечалось ранее (Дорофеева, 1967), лосось в отличие от кумжи имеет более узкий в затылочной части череп, в то же время орбитальная и этмоидальная области у него несколько шире. Лобные кости обоих видов максимально расширены в области глазниц. Высота черепа лосося несколько больше, чем у кумжи, однако у последней она сильно увеличивается в области *basioccipitale*, и в этом месте даже превышает в среднем высоту черепа лосося. Все эти различия особенно хорошо выражены у самок. Самцы же, как правило, очень изменчивы, и в силу этого перечисленные различия у них

Таблица 3

Пропорции черепа лосося р. Невы и кумжи Тикшозера (% длины основания черепа)

Признаки	Salmo salar L., р.Нева				Salmo trutta L., Тикшозера			
	самки		самцы		самки		самцы	
	n = 10		n = 11		n = 19		n = 16	
	lim, M ± m	v	lim, M ± m	v	lim, M ± m	v	lim, M ± m	v
Длина тела по Смитту, мм	$\frac{495-1020}{740,0}$		$\frac{525-840}{694,20}$		$\frac{505-750}{589,0}$		$\frac{480-680}{582,5}$	
Длина основания черепа, мм	$\frac{70,0-142,0}{104,23}$		$\frac{80,0-130,0}{111,42}$		$\frac{62,50-99,90}{77,87}$		$\frac{62,20-93,50}{78,58}$	
Ширина роstrума	$\frac{25,61-31,05}{27,52 \pm 0,52}$	6,0	$\frac{25,20-31,40}{26,95 \pm 0,54}$	6,6	$\frac{22,56-30,74}{26,99 \pm 0,49}$	7,9	$\frac{25,66-29,85}{27,34 \pm 0,30}$	4,3
Ширина на уровне ethmoidalia lateralia	$\frac{40,94-45,79}{43,91 \pm 0,68}$	4,7	$\frac{35,56-47,63}{41,88 \pm 1,28}$	10,1	$\frac{41,34-49,45}{45,18 \pm 0,50}$	4,8	$\frac{28,12-50,82}{43,21 \pm 1,29}$	12,0
Ширина лба	$\frac{47,57-54,38}{50,87 \pm 0,73}$	4,6	$\frac{43,11-55,85}{48,91 \pm 1,11}$	8,1	$\frac{41,91-60,58}{53,09 \pm 1,19}$	9,8	$\frac{46,52-61,18}{54,36 \pm 0,84}$	6,2
Ширина между передними краями sphenotica	$\frac{43,60-50,41}{47,70 \pm 0,69}$	4,6	$\frac{40,0-50,0}{45,58 \pm 1,11}$	8,1	$\frac{47,62-55,23}{51,68 \pm 0,43}$	3,6	$\frac{44,74-54,35}{49,19 \pm 0,61}$	5,0
Ширина между наружными краями pterotica	$\frac{45,23-53,0}{50,11 \pm 0,74}$	4,7	$\frac{40,0-52,25}{46,62 \pm 1,06}$	7,6	$\frac{49,50-56,62}{52,97 \pm 0,46}$	3,8	$\frac{48,03-58,24}{52,0 \pm 0,56}$	4,3
Высота на уровне ethmoidalia lateralia	$\frac{21,33-30,33}{25,45 \pm 0,98}$	12,2	$\frac{21,33-28,04}{24,62 \pm 0,61}$	8,3	$\frac{17,48-35,30}{24,48 \pm 0,84}$	14,9	$\frac{21,54-27,63}{24,24 \pm 0,38}$	6,2
Высота на уровне sphenotica	$\frac{34,49-40,22}{38,09 \pm 0,67}$	5,6	$\frac{30,22-38,12}{34,43 \pm 0,83}$	7,7	$\frac{36,04-43,38}{38,73 \pm 0,54}$	5,9	$\frac{35,09-40,24}{37,26 \pm 0,36}$	3,8
Высота на уровне supraoccipitale	$\frac{34,87-42,46}{38,34 \pm 0,70}$	5,8	$\frac{31,11-39,45}{35,14 \pm 0,75}$	7,1	$\frac{39,41-47,84}{43,32 \pm 0,60}$	5,8	$\frac{40,79-44,82}{43,34 \pm 0,32}$	3,0

Таблица 4

Пропорции черепа лосося р. Невы и кумжи Тикшозера (% ширины между наружными краями pterotica)

Признаки	<i>Salmo salar</i> L., р. Нева			<i>Salmo trutta</i> L. Тикшозеро		
	самки	самцы		самки	самцы	
	<i>n</i> = 10	<i>n</i> = 11		<i>n</i> = 19	<i>n</i> = 16	
	lim, <i>M</i> ± <i>m</i>	<i>v</i>	lim, <i>M</i> ± <i>m</i>	<i>v</i>	lim, <i>M</i> ± <i>m</i>	<i>v</i>
Длина тела по Смитту, мм	$\frac{495-1020}{740,0}$		$\frac{525-840^*}{694,2}$		$\frac{505-750}{589,0}$	$\frac{480-680}{582,5}$
Ширина между наружными краями pterotica	$\frac{37,1-69,8}{52,07}$		$\frac{39,80-62,20}{51,69}$		$\frac{34,40-50,0}{41,15}$	$\frac{32,0-49,8}{40,38}$
Ширина роострума	$\frac{49,06-62,73}{55,10 \pm 1,21}$	7,0	$\frac{52,95-64,91}{58,20 \pm 1,33}$	7,6	$\frac{45,57-60,06}{51,06 \pm 0,83}$	$\frac{45,46-58,25}{52,53 \pm 0,72}$
Ширина на уровне ethmoidalia lateralia	$\frac{81,52-93,41}{88,27 \pm 1,24}$	4,2	$\frac{80,90-98,60}{90,12 \pm 1,59}$	5,9	$\frac{79,46-95,44}{85,48 \pm 1,05}$	$\frac{53,59-93,45}{83,05 \pm 2,20}$
Ширина лба	$\frac{97,56-105,79}{101,58 \pm 0,96}$	3,0	$\frac{100,0-114,13}{105,65 \pm 1,41}$	4,4	$\frac{79,26-115,60}{100,47 \pm 2,18}$	$\frac{91,81-114,56}{104,50 \pm 1,29}$
Ширина между наружными краями sphenotica	$\frac{92,22-97,76}{95,16 \pm 0,52}$	1,7	$\frac{91,75-107,79}{99,12 \pm 1,25}$	4,2	$\frac{89,58-105,33}{97,74 \pm 0,95}$	$\frac{90,50-104,02}{94,61 \pm 0,89}$
Высота на уровне ethmoidalia lateralia	$\frac{40,59-59,96}{52,73 \pm 2,73}$	16,3	$\frac{45,61-58,93}{53,01 \pm 1,16}$	3,8	$\frac{32,96-56,54}{45,82 \pm 1,21}$	$\frac{40,78-65,26}{47,81 \pm 1,49}$
Высота на уровне sphenotica	$\frac{66,04-80,26}{76,10 \pm 1,27}$	5,3	$\frac{66,32-78,35}{74,15 \pm 1,19}$	5,1	$\frac{64,50-82,14}{73,37 \pm 0,95}$	$\frac{68,98-75,25}{71,68 \pm 0,49}$
Высота на уровне supraoccipitale	$\frac{-}{76,61 \pm 1,44}$	5,9	$\frac{66,67-82,67}{75,86 \pm 1,28}$	5,6	$\frac{74,30-89,11}{81,94 \pm 0,99}$	$\frac{76,97-86,52}{83,27 \pm 0,65}$

* *n* = 6.

могут быть выражены как более четко, так и более слабо по сравнению с самками. Вообще половой диморфизм проявляется в строении черепа производителей очень четко в связи с приобретением брачного наряда, степень развития которого зависит от многих причин, в том числе от размера и возраста рыбы. Однако в целом самцы обоих видов, как правило, имеют более узкий и низкий череп.

Изучение изолированных популяций лосося и кумжи выявило существенные различия между ними и симпатрическими популяциями этих видов из р. Наровы. Выяснилось, что различия между лососем из р. Невы и кумжей из Тикшозера более значительны, чем у этих видов в р. Нарове. В р. Неве лососи имеют более низкий и узкий череп, чем в р. Нарове, а кумжа из Тикшозера, наоборот, имеет существенно более широкий и высокий череп, причем эти различия свойственны как самкам, так и самцам. При этом половой диморфизм в изолированных популяциях этих видов выражен более четко, чем в обитающих совместно. Кроме того, вариабельность многих остеологических признаков у лосося и кумжи из р. Наровы значительно выше, чем в р. Неве и Тикшозере. Полученные данные можно было бы объяснить популяционными различиями, однако это противоречит известному положению, согласно которому родственные виды в местах симпатрии имеют наибольшие отличия. Скорее всего эта вариабельность объясняется заводским происхождением рыб, которые более изменчивы, чем в природных популяциях (Салманов, 1986), и долговременной гибридизацией лосося и кумжи в р. Нарове.

В нашей работе были использованы рыбы, фенотипически имеющие все признаки «чистых» видов, тем не менее, возможно, что часть из них в отдаленном прошлом имела гибридных предков.

Изученные нами гибридные экземпляры хорошо отличались от «чистых» видов по всем выявленным ранее признакам. Строение их черепа также оказалось своеобразным: самки гибридов имеют очень широкий и высокий череп почти по всем параметрам превышающий черепа самок и самцов как кумжи, так и лосося, причем, что особенно существенно, наиболее широкая у них именно затылочная область, размеры которой, как уже отмечалось, постоянны и не зависят от развития брачного наряда. Черепа самцов гибридного происхождения значительно уже, чем у самок и мало отличаются от таковых кумжи, следовательно, половой диморфизм у гибридов развит хорошо.

Таким образом, изученные нами гибриды проявляют большее сходство с кумжей по размерным характеристикам черепа, а сравнительно высокая степень вариабельности, которая присуща этим признакам, подтверждает разнородность гибридных форм, представленных в нашем материале.

- Абакумов В. А. Локальное нарушение репродуктивной изоляции между лососем и кумжей // Тр. ГосНИОРХ, 1960.— С. 167—170.
- Горшков С. А., Дорофеева Е. А., Клюканов В. А., Куликова Н. И. Osteологические особенности тихоокеанских лососей рода *Oncorhynchus* // Вопр. ихтиологии, 1979.— Т. 19.— Вып. 6.— С. 963—982.
- Дорофеева Е. А. Сравнительно-морфологические основы систематики восточно-европейских лососей // Вопр. ихтиологии, 1967.— Т. 7.— Вып. 1.— С. 3—17.
- Дорофеева Е. А. Систематические отношения лососей рода *Salmo* // Зоол. журн., 1975.— Т. 54.— Вып. 4.— С. 583—589.
- Европейцева Н. В., Беляева Г. В. Экспериментально-экологический анализ молоди гибридов балтийского лосося (*Salmo salar* L.) и кумжи (*Salmo trutta* L.), выращенных в прудах // Гидробиол. и ихтиол. внутр. водоемов Прибалтики.— Рига: Изд-во Латв ССР, 1963.— С. 297—308.
- Евсин В. Н. Озерно-речная форель озер Канентъявр и Большой Колгиявр // Докл. отд. и комиссий Географ. о-ва СССР, 1969.— С. 127—137.
- Зелинский Ю. П. Osteологическая дифференциация и некоторые вопросы генезиса проходных и озерных популяций атлантического лосося *Salmo salar* L. в бассейнах Белого и Балтийского морей // Вопр. ихтиологии, 1976.— Т. 16.— Вып. 2 (97).— С. 283—295.
- Зелинский Ю. П. Структура и дифференциация популяций и форм атлантического лосося.— Л.: Наука, 1985.— 128 с.
- Казаков Р. В., Ильенкова С. А., Спирина Н. Б. Изменчивость самок реципрокных гибридов атлантического лосося с кумжей и родительских видов по массе икринок // Научн. тр. ГосНИОРХ, 1980.— Вып. 154.— С. 10—16.
- Казаков Р. В., Ильенкова С. А. Идентификация реципрокных гибридов атлантического лосося с кумжей по уровню изменчивости веса овулировавших икринок // Генетика, 1982.— Т. 28.— № 1.— С. 154—160.
- Казаков Р. В., Дорофеева Е. А., Козлов В. В., Ильенкова С. А. Исследование osteологических признаков идентификации реципрокных гибридов атлантического лосося *Salmo salar* L. с кумжей *Salmo trutta* L. (Salmonidae). // Вопр. ихтиологии. 1982.— Т. 22.— Вып. 4.— С. 693—698.
- Казаков Р. В., Ильенкова С. А., Козлов В. В. Особенности морфологии жаберных тычинок у гибридов атлантического лосося *Salmo salar* с кумжей *S. trutta* (Salmoniformes, Salmonidae) // Зоол. журн., 1984.— № 2.— С. 306—308.
- Казаков Р. В. Морфологическая характеристика нагульной кумжи *Salmo trutta* L. morpho lacustris L. Тикшозера (Северная Карелия) // Морфология и систематика лососевидных рыб.— Л.: ЗИН АН СССР, 1985.— С. 19—25.
- Мельянцева В. Г. Данные к биологии кумжи Пяозера (*Salmo trutta* L. morpho lacustris) // Тр. К.-ф. отд. ВНИОРХ, 1951.— Т. 3.— С. 58—68.
- Митанс А. Р. Сравнительная характеристика условий существования, питания и роста молоди лосося в реках Латвии // Рыбохоз. исслед. в бассейне Балтийского моря.— Рига, 1971.— № 8.— С. 3—54.
- Романов Н. С. Онтогенетический очерк морфологии тихоокеанских лососей.— Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1983.— 151 с.
- Салманов А. В. Osteологические особенности заводской и природной молоди семги *Salmo salar* L. из реки Лувеньга // Морфология и экология рыб.— Л.: ЗИН АН СССР, 1986.— С. 87—98.
- Смирнов Ю. А. Пресноводный лосось.— Л.: Наука, 1979.— 156 с.
- Beland K., Roberts F., Sanders R. Evidence of *Salmo salar* × *Salmo trutta* hybridization in a North American River // Can. J. Fish. Aquat. Sci., 1981.— Vol. 38.— N 5.— P. 552—554.
- Blanc J. M., Chevassus B. Interspecific hybridization of salmonid fish. I. Hatching and survival up to the 15th day after hatching in f1 generation hybrids // Aquacultur., 1979.— Vol. 18.— N 1.— P. 21—34.
- Bruch C. Vergleichende Osteologic des Reinlachs (*Salmo salar*) // Mainz, 1861.— 23 S.

- Gregory W.* Fish skulls; a study of the evolution of natural mechanisms // Trans. Amer. Philos. Soc., n. s., 1933.— Vol. XXIII, part II.— P. 75—481.
- Johnson K. R., Wright J. E.* Female brown trout $\times$ Atlantic salmon hybrids produce gynogens and triploids when backcrossed to male Atlantic salmon // Aquaculture, 1986.— Vol. 57.— P. 345—358.
- Nygren A., Nilson B. Jahnke M.* Cytological studies in Atlantic salmon from Canada, in hybrids between Atlantic salmon from Canada and Sweden and in hybrids between Atlantic salmon and sea trout // Hereditas, 1972.— Vol. 70.— N 32.— P. 295—308.
- Rayne R. H., Child A. R., Forrest A.* The existence of natural hybrids between the european trout and atlantic salmon // J. Fish Biol., 1972.— Vol. 4.— N 2.— P. 233—236.
- Refstie T., Gjerdem T.* Hybrids between Salmonidae speices. Hatchability and growth rate in the freshwater period // Aquaculture, 1975.— Vol. 6.— N 4.— P. 333—342.
- Refstie Terje.* Hybrids between salmonid species. Growth rate and survival in seawater // Aquaculture, 1983.— Vol. 53.— N 1.— P. 281—285.
- Seppovaara O.* Zur Systematic und Ökologie des Lachses und der Forellen in den bennengewässern Finnlands // Ann. Zool. Soc. Zool. Bot. Fenical, 1962.— Bd. 24.— N 1.— S. 1—86.
- Solomon D. J., Child A. R.* Indentification of juvenile natural hybrids between Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) and trout (*Salmo trutta* L.) // J. Fish Biol., 1978.— Vol. 12.— N 5.— P. 499—501.
- Svårdson G.* Chromosome studies on Salmonidae // Rept. Inst. Freshwater Res. Drottningholm, 1945.— N 23.— P. 1—151.
- Tchernavin V. V.* Skulls of salmon and trout // Salmon and Trout Mag., 1937.— Vol. 88.— P. 235—242.

CHARACTERISTICS OF SKULL MORPHOLOGY OF THE ATLANTIC SALMON *SALMO SALAR* L., BROWN TROUT *SALMO TRUTTA* L. AND THEIR HYBRIDS

E.A. Dorofeewa, R. V. Kazakov, S. A. Ilyenkova, E. V. Urbanas

Summary

In a study of salmon, brown trout and their hybrids from the Neva and Narova Rivers and Tiksh Lake differences in the general configuration and proportions of the skull are revealed. Hybrid forms are found to have a wider and higher skull than the parental forms.

ПОДГЛАЗНИЧНЫЕ КОСТИ КАРПОВЫХ РЫБ И ПРОБЛЕМА «DERMOSPHENOTICUM»

Н. Г. Богуцкая

Зоологический институт АН СССР, Ленинград

Покровные кости, лежащие под и за глазом и включающие подглазничный канал сейсмосенсорной системы до его перехода на pteroticum (=intertemporale—supratemporale), имеются у большинства костных рыб. Число их значительно варьирует (Берг, 1940; Holmgren, Stensiö, 1936; Stensiö, 1947; и др.). По расположению относительно глаза, связи с определенными участками сейсмосенсорного канала и предполагаемой гомологии с отдельными костями ископаемых лучеперых у рецентных Actinopterygii выделяют antorbitale (может срастаться с последующей костью), lacrimale, infraorbitale (-ia), jugale, postorbitale (-ia), dermosphenoticum. У Teleostei, как правило, выделяют особыми названиями только первую (lacrimale) и последнюю (dermosphenoticum) кости, называя расположенные между ними «infraorbitalia» или «suborbitalia». Последнее название является менее удачным, поскольку в настоящее время оно закрепилось для обозначения добавочных, отличных от infraorbitalia, косточек у ископаемых лучеперых (Gosline, 1965; Jollie, 1986).

Большое значение для решения проблемы гомологии подглазничных костей (как и других покровных костей черепа), их происхождения и преобразования имеет изучение связанных с ними сейсмосенсорных каналов и, в том числе, положения, числа и иннервации невромастов, лежащих в этих костях. Развитие каналов и покровных костей в онтогенезе происходит при взаимном влиянии этих структур друг на друга (Allis, 1904; Parrington, 1949; и др.). Наибольшие сложности для гомологизации представляют последние, верхние подглазничные кости. Неясно, являются ли гомологичными образованиями «dermosphenotica» рыб разных систематических групп. Остановимся подробнее на истории появления и использования названия «dermosphenoticum» и критериях определения кости, носящей это название.

Насколько нам удалось выяснить, название «dermosphenoticum» впервые появилось в работе Бриджа (Bridge, 1877), посвященной изучению черепа *Amia*, для маленькой кости кожного происхождения, лежащей над sphenoticum (в подписях к рисункам

«dermosphenoticum» названо dermo-postfrontale). Название «sphenoticum» было предложено ранее Паркером (Parker, 1873) для окостенения, образующегося у *Salmo* непосредственно کنارужи от ампулы переднего полукружного канала и не связанного с сейсмодатчиками органами; автор полагал, что эта кость соответствует postfrontale более ранних авторов. Название «dermo-postfrontale» стали использовать, таким образом, для косточки, лежащей над sphenoticum, который предполагали гомологичным postfrontale, и включавшей участок подглазничного канала (Allis, 1904). Однако выяснилось, что postfrontale тетрапод имеет кожное происхождение, поэтому это название перенесли на кость, лежащую над sphenoticum, и стали считать dermosphenoticum и postfrontale гомологичными образованиями (Sewerzoff, 1926; Goodrich 1930; Stensiö, 1932; Holmgren, Stensiö, 1936; и др.). Хольмгрен и Стеншё (Holmgren, Stensiö, 1936) считали, что dermosphenoticum (postfrontale) нет у *Salmo* и подчеркивали, что нахождение этой кости у Teleostei сомнительно.

В более поздней литературе закрепилось название «dermosphenoticum», поскольку было показано, что postfrontale тетрапод гомологично заднему supraorbitale рыб, а не верхней подглазничной кости (Gregory, 1933; Harrington, 1955; Jollie, 1986). Что касается самого названия «dermosphenoticum», то нельзя не согласиться с Девилье (Devillers, 1958) в том, что оно неудачно, поскольку (по аналогии с некоторыми другими названиями костей черепа, например, dermopalatinum) предполагает наличие комплексного окостенения, включающего кожный (dermo-) и хондральный (auto-) компоненты. Слияния же «dermosphenoticum» с sphenoticum в подавляющем большинстве случаев не происходит и, более того, обе кости часто пространственно сильно разобщены. Слияние этих костей отмечено лишь у *Polypterus* (Allis, 1904, 1909; Pehrson, 1947; Jollie, 1984г, 1986) и *Dactylopterus* (Devillers, 1958). Таким образом, критерий определения dermosphenoticum, как кожного компонента sphenoticum не может быть использован.

Dermosphenoticum определяют также как кость, в которой происходит соединение надглазничного канала с подглазничным (Третьяков, 1944, 1946). По этому критерию dermosphenoticum может быть выделен у представителей линии Choanata — (Crossopterygii — Amphibia) (Берг, 1940; Holmgren, Stensiö, 1936; Stensiö, 1947; Jollie, 1981; и др.). В рамках же лучеперых рыб этот критерий не может быть применен, поскольку в подавляющем большинстве случаев соединения над- и подглазничного каналов в последней подглазничной кости не происходит (Берг, 1940; Макушок, 1961; Неелов, 1979; Богуцкая, 1988; Allis, 1904; Westoll, 1937; Stensiö, 1947; Gosline, 1965, 1975; Nelson, 1969, 1972; Jollie, 1984а; и мн. др.). У палеонисков над- и подглазничные каналы не соединяются. У некоторых представителей Semionotidae, *Acipenser* и *Pseudoscaphirhynchus* такое соединение есть, но оно осуществляется в pteroticum (intertemporale—supratemporale). У Phractholemidae,

Hiodon, *Chanos*, многих представителей Cypriniformes над- и подглазничные каналы полностью разобщены. У *Amia* на личиночной стадии также нет соединения этих каналов, но оно появляется позже и сначала располагается над верхним краем «dermosphenoticum», лишь потом перемещаясь на эту кость. У *Latimeria*, *Lepisosteus* и большинства представителей Teleostei указанные каналы сливаются. Это происходит в коже у границы frontale и pteroticum, выше дорсального края последней подглазничной кости. Только для *Thymallus arcticus* и Coregoninae есть данные о соединении каналов в последней (шестой) подглазничной кости (Norden, 1961). Однако Бенке (Behnke, 1969) считает, что положение этого соединения у указанных рыб, как и число подглазничных костей, варьирует.

Некоторые авторы рассматривали dermosphenoticum также как окостенение, тесно топографически и онтогенетически связанное с покровными костями крыши черепа. Стеншё (Stensiö, 1947), описывая сенсорные линии и каналы низших ганоидов, кистеперых, двоякодышащих и стегоцефалов, не включает dermosphenoticum в подглазничную серию, а относит его к крыше черепа. Топография и иннервация «dermosphenoticum» у ряда форм низших лучеперых и кистеперых дали основание некоторым авторам рассматривать это окостенение как гомолог intertemporale (Шишкин, 1973; Pehrson, 1947; Jollie, 1975, 1980, 1981, 1984a, 1984b, 1984в, 1984г). Жолли (Jollie, 1975 и др.) считал, что у лучеперых dermosphenoticum-intertemporale потеряло связь с костями крыши черепа, опустилось вниз и вошло в подглазничную серию. Позднее он (Jollie, 1986) изменил свою точку зрения на основании более детального анализа подглазничных костей и полагает, что dermosphenoticum лучеперых есть просто последняя подглазничная кость. Учитывая отношение костей крыши черепа и «dermosphenoticum», можно выделить два основных типа расположения последнего (Gosline, 1965): 1 — dermosphenoticum образует одну из костей крыши черепа, и движение между подглазничными костями и крышей происходит по линии, проходящей между dermosphenoticum и подлежащим infraorbitale; 2 — линия движения между крышей и подглазничным полукольцом лежит над «dermosphenoticum». Для Teleostei характерен второй тип.

Изучение иннервации отдельных невроматов в каналах и «pit-lines» позволило выделить группы органов, иннервируемых разными нервами или отдельными веточками одного нерва. Так, у *Amia calva* было показано, что 13 подглазничных невроматов иннервируются г. buccalis n. VII, а 14-й, самый верхний — отдельной веточкой г. oticus n. VII, которая иннервирует также передние невроматы височного участка (Allis, 1904 и др.) или веточкой, отходящей от ганглия, расположенного непосредственно перед корешком г. oticus (Pehrson, 1922, 1940). Кость, включающую невромат, иннервируемый отлично от других подглазничных невроматов, стали рассматривать как dermosphenoticum. Персон

(Rehrson, 1944b) считал этот критерий наилучшим. Он показал, что определяемое таким образом *dermosphenoticum* есть у *Amia*, *Acipenser*, *Polypterus*, *Gymnarchus*, но отсутствует у *Esox* (Pehrson 1940, 1944a, 1944b, 1947). Кроме упомянутого *Gymnarchus*, у изученных представителей Teleostei (*Esox*, *Salmo*, *Oncorhynchus*, Cypriniformes, Perciformes) все невромасты, расположенные в подглазничных костях, включая самую верхнюю, иннервируются только г. buccalis n. VII (Дислер, 1960; Lekander, 1949; Jollie, 1984b, 1986).

Очевидно, что отсутствие четкого критерия для определения *dermosphenoticum* затрудняет гомологизацию последних подглазничных костей у рыб разных систематических групп. У Teleostei, как видно из вышеизложенного, в подавляющем большинстве случаев не удастся обнаружить кости, которая характеризовалась бы одной из определяющих *dermosphenoticum* особенностей, поэтому в литературе уже было высказано мнение, что, поскольку нет критериев для отличия «*dermosphenoticum*» от остальных подглазничных костей, говорить о наличии этой кости у Teleostei вообще не имеет смысла (Devillers, 1958; Behnke, 1969). При описании подглазничных костей стали использовать нумерацию этих костей спереди назад, включая самую последнюю. Однако многие авторы продолжают употреблять название «*dermosphenoticum*» в отношении верхнего *infraorbitale*, выходя из которого подглазничный канал соединяется с надглазничным и (или) переходит в *pterygoticum* (Лукаш, 1939; Балушкин, 1984; Nelson, 1969; Gosline, 1975; и др.). Единственным критерием в этом случае является положение кости.

Попытки гомологизации отдельных подглазничных костей у рыб разных таксономических групп, естественно, приводили к необходимости выявления исходного типа этой структуры и путей ее преобразования. Грегори (Gregory, 1933) предполагал, что «типичной» для рыб является серия из 6 костей (от *lacrimale* до *dermosphenoticum*). Следуя этой гипотезе, *dermosphenoticum* стали определять как шестую по счету подглазничную кость. В случае, если общее число *infraorbitalia* было меньше, предполагали исчезновение *dermosphenoticum* или (чаще) слияние предшествующих ему костей (Лукаш, 1930; Третьяков, 1946; Harrington, 1955; Weitzman, 1962; Hensel, 1978; и др.). Нельсон (Nelson, 1969) считает исходным типом для Teleostei подглазничную серию, включающую 7 костей (*antorbitale*, *lacrimale*, 4 *infraorbitalia*, *dermosphenoticum*), последние 3 из которых содержат только по 1 невромасту. Основным направлением эволюции этой структуры в большинстве групп костистых он предполагал уменьшение как числа костей (путем слияния или утраты), так и числа невромастов.

Любая гипотеза о путях преобразования подглазничных костей может существовать лишь при возможности точной идентификации отдельных костей у представителей разных таксономических групп, однако изменчивость числа подглазничных костей доста-

точно велика, и часто невозможно использовать невромасты в качестве маркеров, поскольку их число и расположение могут меняться независимо в разных группах рыб. Это крайне затрудняет идентификацию и сравнение подглазничных костей.

В связи с этим представляются весьма интересными предположения о «первичных составляющих, или компонентах» подглазничной серии. Эллис (Allis, 1904) называл такую единицу, содержащую 1 невромаст, «latera-sensory skeletal unit» и считал, что, если в одной кости заключены 2 и более невромастов, то эта кость является результатом слияния соответствующего числа «units». Стеншё (1947) предполагал, что первично одна кость (во всяком случае один очаг окостенения) закладывается соответственно 1 невромасту. Этот гипотетический тип в чистом виде не встречается — происходит слияние или разделение «первичных костей», и конкретные формы характеризуются специфическим числом подглазничных костей, которое может быть больше или (чаще) меньше числа невромастов. Таким образом, эти авторы предполагали «единицей» подглазничных костей сегмент канала с прилегающей к нему костной пластиной. В разных таксономических группах число таких единиц и способы их слияния в отдельные более крупные кости могут значительно варьировать (Devillers, 1947). В некоторых случаях аналогичные единичные костные закладки можно обнаружить на ранних стадиях развития (Devillers, Corsin, 1968).

Сказанное о трудностях гомологизации отдельных подглазничных костей не отрицает возможности их идентификации и разработки вопроса о путях их преобразования в конкретных систематических группах. Необходимо было только подчеркнуть, что сделано это может быть лишь на основе широкого сравнительно-морфологического изучения, включающего анализ изменчивости (видовой и групповой) этой структуры, ее связи с каналом сейсмодативной системы, а также развития в онтогенезе.

Нами были изучены особенности каналов сейсмодативной системы и скелета (в том числе, подглазничных костей) 158 видов 94 родов карповых рыб (всего просмотрено более 2000 экз., более 500 остеологических препаратов). Для изучения изменчивости по некоторым видам обработаны сравнительно большие (до 70 шт.) серии остеологических препаратов. С использованием ализариновой окраски было исследовано развитие окостенений в онтогенезе *Rutilus rutilus* (L.), *Abramis brama* (L.), *Alburnus alburnus* (L.) и *Carassius auratus* (L.). По каждому из этих видов изучены почти полные размерные ряды (по 60—100 экз.).

Для карповых (Cyprinidae), как и для всех Teleostei, исходным типом подглазничной серии многие авторы предполагают цепочку из 6 костей. Меньшее их число объясняют, как правило, слиянием отдельных infraorbitalia. Так, Грегори (1933) и Лукаш (1939) считали, что у *Cyprinus* срослись третья и четвертая подглазничные кости. Третьяков (1946) предполагал, что у *Leuciscus cephalus*

срастаются пятая кость и dermosphenoticum, у *Pelecus cultratus* и *Rutilus rutilus* — четвертая и пятая, и т. д.

Пять является самым распространенным числом подглазничных костей в семействе Cyprinidae (Ramaswami, 1955a, 1955b; Gosline, 1975; Howes, 1978, 1980, 1981 и др.; наши данные), причем 5 infraorbitalia имеют почти все роды или группы родов, которые на основании других критериев считаются наиболее близкими к предковой для карповых форме. Так, *Opsariichthys*, *Zacco*, *Leuciscus* имеют по 5 подглазничных костей. Гослайн (Gosline, 1975) отмечал, что у *Salmostoma* и большинства видов Rasborinae dermosphenoticum крупное и контактирует с supraorbitale. Он считал такой контакт предковым признаком для карповых, поскольку он имеется и у *Brycon* — «генерализованного» представителя харациновых. Действительно, у *Brycon* и других Characoidei шестое infraorbitale («dermosphenoticum») хорошо развито и контактирует с supraorbitale (Weitzman, 1962; Roberts, 1969). Однако такое строение принципиально отличается от наблюдаемого у *Salmostoma* и Rasborinae, поскольку у последних соединение осуществляется всегда между supraorbitale и пятым (последним у этих рыб) infraorbitale.

Шесть и более infraorbitalia встречаются у карповых не так часто как 5. Шестая кость имеется, как правило, у сравнительно высоко специализированных в своих группах видов и представлена трубочкой со слаборазвитой или неразвитой пластиной, причем нижележащие кости также редуцированы и по числу последних infraorbitalia наблюдается бóльшая или меньшая изменчивость (см. ниже). Поэтому наличие шестой косточки, по нашему мнению, следует объяснять фрагментацией верхней кости, а не присутствием у данной формы «исходной» серии подглазничных костей, как это делают многие авторы (Лукаш, 1939; Harrington, 1955; Hensel, 1978; и др.).

Таким образом, даже если предковая для Cyprinidae группа и обладала 6 подглазничными костями, то в разных филогенетических линиях, по-видимому, изначально произошло уменьшение этого числа до 5. В дальнейшем в разных группах карповых могло происходить как уменьшение, так и вторичное увеличение числа infraorbitalia. Что касается их формы и размеров, то, по мнению Хауса (Howes, 1978, 1981), исходными были кости средней ширины с хорошо развитой пластиной. Такая точка зрения согласуется и с нашими данными. Близкие к исходному типу infraorbitalia можно наблюдать, например, у *Opsariichthys*, *Squaliobarbus*, *Rutilus frisii* (рис. 1, а). Как очень широкие подглазничные кости, так и узкие, с редуцированной пластиной, часто фрагментированные, по-видимому, являются производными состояниями. Такие изменения исходного типа происходили параллельно в разных группах карповых. Третьяков (1946) считал, что наиболее широкие infraorbitalia являются признаком «примитивности».

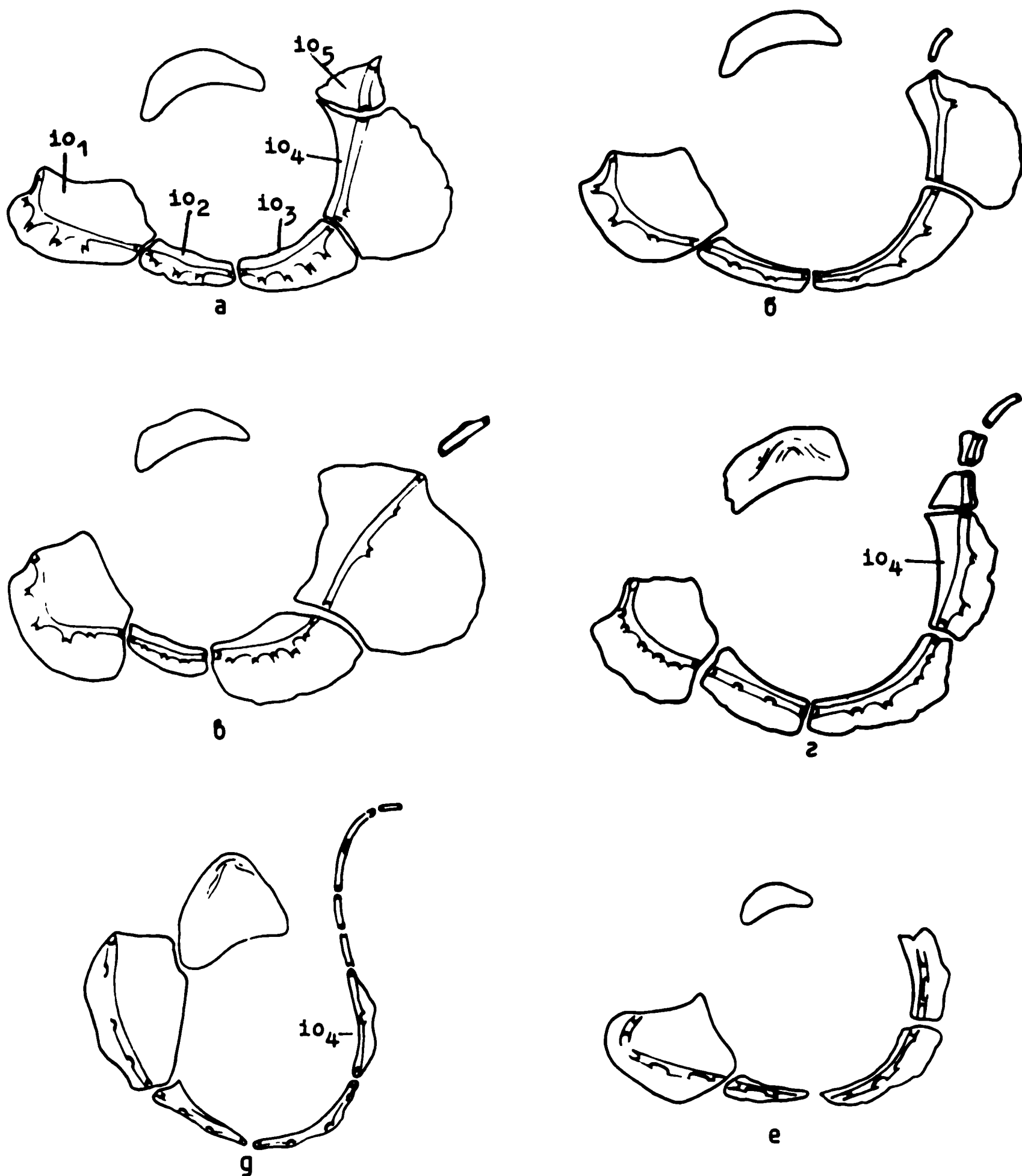


Рис. 1. Подглазничные кости (infraorbitalia, io):
 а — *Rutilus frisii*, б — *Leusiscus leuciscus*, в — *Aspius aspius*, г — *Abramis brama*, д — *Hypophthalmichthys molitrix*, е — *Phoxinus phoxinus*

Расширение infraorbitalia встречается сравнительно нечасто — у *Salmostoma*, некоторых видов рода *Barilius* (Howes, 1980), *Cypripinus*, некоторых видов родов *Barbus*, *Varicorhinus* и других. При сравнительно широких infraorbitalia их число (5) и форма сравнительно постоянны. Внутривидовой изменчивости по этим признакам почти нет. Только у *Varicorhinus capoeta* (у 2 экз.) нами отмечено маленькое окостенение, форма которого варьирует, лежащее непосредственно у переднего конца pteroticum. Аналогичная косточка описана и у некоторых экземпляров *Chelaethiops sp.*

(Howes, 1978' 1980) и, возможно, является фрагментом pteroticum (Howes, 1981).

Для большинства карповых характерны более или менее узкие infraorbitalia. На основании проведенного изучения можно говорить о редукции, идущей в двух направлениях: первое — уменьшение размеров пластин последних infraorbitalia вплоть до их исчезновения так, что остаются лишь костные стенки подглазничного канала, одевающие его на протяжении до pteroticum (в этом случае часто наблюдается и фрагментация костей, распадение их на части, соответствующие сегментам канала); второе — уменьшение размеров и числа infraorbitalia, наряду с редукцией отдельных участков подглазничного канала.

1. У наиболее генерализованного представителя подсемейства Leuciscinae — рода *Leuciscus* — четвертое infraorbitale сравнительно крупное, широкое, а пятое — небольшое, с редуцированной в разной степени пластиной (рис. 1, б). Часто редуцированное до трубочки, иногда фрагментированное или полностью отсутствующее пятое infraorbitale наблюдается также у видов рода *Tribolodon*, *Aspius*, *Aspiolucius*, *Pseudaspius*. Однако у этих рыб сравнительно расширены третье и, особенно, четвертое infraorbitale (рис. 1, в), что, по-видимому, связано с характерным для них удлинением заглазничного пространства.

Для большинства представителей Leuciscinae характерно сравнительно узкое четвертое infraorbitale. Пятое также с узкой пластиной, которая может быть совсем редуцирована; иногда выше пятого infraorbitale, соединяя его с pteroticum, располагается шестое — всегда без пластины, в виде костной трубочки. Такое строение последних infraorbitalia наблюдается у *Rutilus* (кроме *R. frisii*), *Chondrostoma*, *Scardinius*, *Vimba*, *Blicca*, *Acanthobrama*, *Capoetobrama*, *Alburnus*, *Alburnoides*, *Tropidophoxinellus*, *Elopichthys* и др., многих североамериканских Leuciscinae. Указанные роды и входящие в них виды несколько различаются относительными размерами infraorbitalia, частотой встречаемости шестого infraorbitale; у многих видов наблюдается сравнительно большая индивидуальная изменчивость в форме и числе последних подглазничных костей. У *Abramis ballerus* и *Abramis sapa*, как правило, по 5 infraorbitalia, редко есть шестое в виде тонкой трубочки иногда со слабо развитой пластиной. У *Abramis brama* (рис. 1, г) общее число infraorbitalia может быть 7 или 8 (выше четвертого располагаются еще 3—4 косточки). У представителей рода *Oreoleuciscus* (за исключением *O. humilis*, имеющего, как правило, 5, реже 6 подглазничных костей) узкие infraorbitalia фрагментированы так, что общее число их может варьировать от 5 до 8, причем пластины на последних infraorbitalia развиты преимущественно только у крупных экземпляров.

Сравнительно узкие подглазничные кости имеют также многие из изученных видов подсемейств Cultrinae, Xenosyringinae, Gobioninae. Наиболее узкие infraorbitalia, последние из которых часто

редуцированы до тонких трубочек, одевающих канал, наблюдаются у *Hypophthalmichthys*, *Aristichthys*, *Tinca*, *Saurogobio dumerili*, *Luciobrama*, *Gobiobotia rappenheimeri* (Ramaswami, 1955a, 1955b; Howes, 1978; наши данные). У *Hypophthalmichthys molitrix* (рис. 1, d) второе—четвертое infraorbitalia имеют очень узкие пластины, а последующие представляют собой тонкие трубочки, одевающие длинный восходящий участок подглазничного канала на всем его протяжении до pteroticum; длина отдельных трубчатых косточек может варьировать, некоторые участки между соседними порами иногда вообще не имеют костных стенок, и канал проходит в коже. У *Tinca tinca* редуцированы infraorbitalia, расположенные за третьим — остающиеся костные трубочки тонкие, отверстия для выхода канальцев широкие, часто сливающиеся так, что кости имеют вид желобка; число таких трубчатых фрагментов колеблется от 3 до 7. Как и в предыдущем случае, границы их варьируют, но всегда проходят через отверстия, соответствующие порам.

Как видно из приведенного выше, наибольшая изменчивость наблюдается в форме, размерах и положении последних (четвертого и последующих) infraorbitalia. Чем уже эти кости и чем длиннее расстояние между четвертым infraorbitale и передним концом pteroticum (что зависит от формы головы и положения глаза), тем больше внутривидовая изменчивость последних infraorbitalia. Фрагментация происходит посегментно — костная стенка канала вместе с прилежащей пластиной (если таковая имеется) распадается на части, соответствующие участку канала между двумя соседними порами, содержащему один невромаст. Иногда один из сегментов может не иметь костной стенки. Примером такой изменчивости может служить расположение и форма infraorbitalia у *Alburnus alburnus* и *Alburnus charusini* (рис. 2). Форма первых трех infraorbitalia, как правило, стабильна. Фрагментация или слияние этих костей встречаются сравнительно редко. На рис. 3 приводится схема изменчивости первых infraorbitalia у *R. rutilus*. Судя по числу и расположению пор, можно предположить, какие из костей подвергались слиянию или фрагментации.

Проведенное изучение не позволяет однозначно решить вопрос о том, каким образом происходило увеличение числа подглазничных костей у представителей различных групп карповых. Одним из путей, по-видимому, являлась фрагментация, которая облегчалась происходившим во многих группах уменьшением пластины кости, что подтверждается анализом изменчивости infraorbitalia. Другой возможный путь, который мог существовать наряду с первым — образование нового костного сегмента (-ов) выше пятого infraorbitale в связи с увеличением числа пор в подглазничном канале и, соответственно, увеличением числа сегментов канала.

2. В случае когда отдельные участки подглазничного канала заменяются открыто сидящими невромастами, соответствующие этим участкам канала подглазничные кости исчезают. У *Leucaspius*

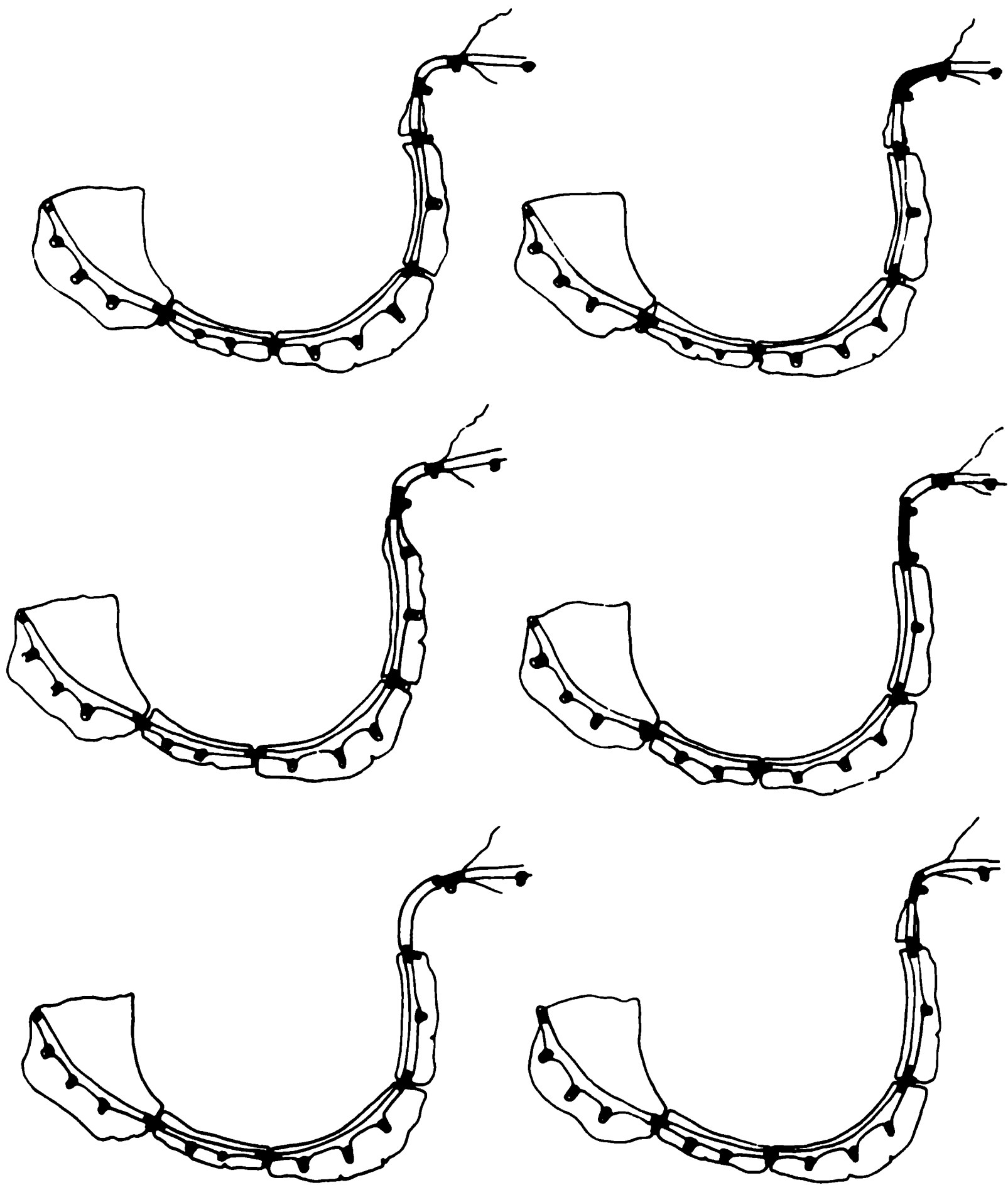


Рис. 2. Изменчивость числа и формы подглазничных костей у *Alburnus alburnus*

delineatus в подглазничном канале, как правило, наблюдаются разрывы между отдельными infraorbitalia и между четвертым infraorbitale и pteroticum. Соответственно, как правило, нет пятого infraorbitale. У *Phoxinus phoxinus* и *Phoxinus poljakovi*, обладающих наиболее сильно редуцированной системой каналов из всех изученных нами видов рода, на каждом из четырех infraorbitalia (пятого обычно нет) (рис. 1, e) располагается по одному, как правило, не связанному с соседними, участку канала. Пятое и, очень редко, шестое infraorbitale есть только в том случае, когда канал идет выше четвертой кости. Выраженная в меньшей степени редукция отдельных участков подглазничного канала наблюдается

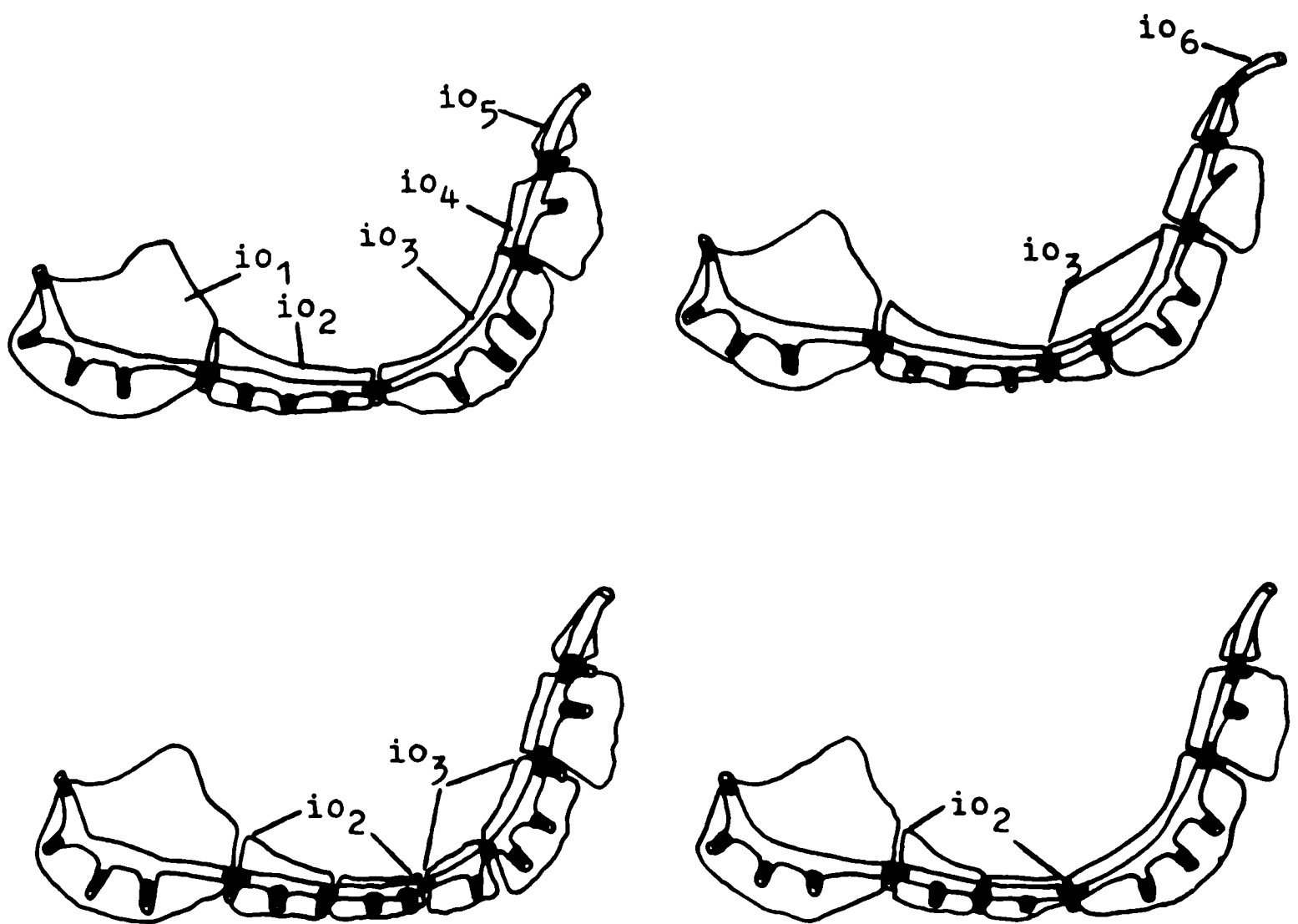


Рис. 3. Изменчивость числа и формы подглазничных костей у *Rutilus rutilus*

и у других видов рода *Phoxinus*, а также *Phoxinellus*, *Oreoleuciscus* и др. Наиболее часто встречается разрыв канала между четвертой или пятой подглазничной костью и pteroticum. Этот разрыв появляется первым, если рассматривать процесс редукции подглазничного канала в филогенетическом ряду форм, и при его расширении исчезают infraorbitalia, расположенные выше четвертого; четвертое infraorbitale всегда сохраняется.

Следует отметить, что пятое и, если есть, последующие infraorbitalia появляются в онтогенезе наиболее поздно. Лишь когда сформированы костные стенки всех каналов и строение черепа можно рассматривать уже как соответствующее дефинитивному состоянию, завершается соединение участков подглазничного канала между четвертым infraorbitale и pteroticum. В целом последовательность появления окостенений, связанных с каналами сейсмосенсорной системы, сходна у всех изученных нами видов. Так, у *A. brama* при длине (SL) около 12 мм появляется слабое окостенение, соответствующее пластине первого infraorbitale. Гораздо позднее, когда заметно возрастает степень окостенения отдельных элементов черепа и появляются боковые стенки каналов на праеорегсulum, передней части frontale, а также nasale, при длине 21—23 мм появляются зачатки третьего и четвертого infraorbitalia, соответствующие медиальной стенке будущего канала на этих костях. При длине 25—26 мм появляется аналогичный зачаток второго infraorbitale. Постепенно книзу разрастается и

пластинчатая часть *infraorbitalia*, более заметными становятся боковые стенки проходящих на них участков канала. По достижении длины 32—33 мм у мальков леща уже почти нормально развиты надглазничный и предкрышечно-нижнечелюстной каналы (кроме участка выше *operculum*) — окостенела их крыша, сформированы отверстия; хорошо заметны боковые стенки надвисочного канала и *extrascapula*. Наиболее слабо развитым остается канал на *pteroicum*, отсутствует соединение отдельных фрагментов подглазничного канала. При длине 40—42 мм все сейсмочувствительные каналы сформированы почти полностью (на *pteroicum* и *infraorbitalia* слабо окостеневшей остается крыша канала), за исключением участка между четвертым *infraorbitale* и *pteroicum*. Только у 1 экз. леща этой длины выше четвертого *infraorbitale* отмечено присутствие двух небольших окостенений, окружающих канал. Нормальное развитие подглазничного канала в области заглазничного изгиба, наличие пятого и шестого *infraorbitalia* впервые можно видеть у экземпляра длиной 58 мм. Последовательность появления окостенений, наблюдаемая на нашем материале, соответствует данным Лекандера (Lekander, 1949). Позднюю закладку последнего *infraorbitale* у *Salmo* описывает Жолли (1984в).

Заключение

Анализ литературных данных и проведенное изучение показывают, что *dermosphenoticum* как кость, отличающаяся по ряду особенностей от остальных подглазничных костей, у *Cyprinidae* отсутствует. В ряде подсемейств этого семейства (*Leuciscinae*, *Rasboriginae*, *Varbinae*, *Cyprininae*, *Cultrinae*, *Xenocyprininae*, *Gobiopinae*) исходный тип подглазничного полукольца включает, по нашему мнению, 5 костей. В процессе эволюции указанных подсемейств происходило как уменьшение числа костей, так и его увеличение путем фрагментации и (или) новообразования. Преобразования подглазничного полукольца касаются в основном последних (четвертого и последующих) *infraorbitalia*. Основной тенденцией является уменьшение пластинчатой части этих костей вплоть до полной редукции.

ЛИТЕРАТУРА

- Балушкин А. В. Морфологические основы систематики и филогении нототениевых рыб.— Л.: Изд-во АН СССР, 1984.— 140 с.
- Берг Л. С. Система рыбообразных и рыб, ныне живущих и ископаемых // Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1940.— Т. 5.— Вып. 2.— С. 87—517.
- Богущая Н. Г. Топография каналов сейсмочувствительной системы карповых рыб подсемейств *Leuciscinae*, *Xenocyprininae* и *Cultrinae* // Вопр. ихтиологии, 1988.— Т. 26.— Вып. 3.— С. 367—382.
- Дислер Н. Н. Органы чувств системы боковой линии и их значение в поведении рыб.— М.: Изд-во АН СССР, 1960.— 309 с.

- Лукаш Б. С. Филогенетические соотношения между некоторыми видами карповых рыб // Учен. зап. Кировск. гос. пед. ин-та, 1939.— Т. 1.— С. 1—93.
- Макушок В. М. Некоторые особенности строения сейсмочувствительной системы северных бленниид / Stichaeoidea, Blennioidei, Pisces // Тр. Ин-та океанол. АН СССР, 1961.— Т. 43.— С. 225—269.
- Неелов А. В. Сейсмочувствительная система и классификация керчаковых рыб.— Л.: Наука, 1979.— 208 с.
- Третьяков Д. К. Очерки по филогении рыб.— Киев: Изд-во АН УССР, 1944.— 176 с.
- Третьяков Д. К. Систематические группы карповых // Зоол журн., 1946.— Т. 25.— Вып. 2.— С. 149—155.
- Шишкин М. А. Морфология древних земноводных и проблемы эволюции низших тетрапод // Тр. Палеонт. ин-та АН СССР, 1973.— Т. 137.— 260 с.
- Allis E. P. The latero-sensory canals and related bones in fishes // Intern. Monatschr. Anat. Physiol., 1904.— Vol. 21.— P. 401—502.
- Allis E. P. the cranial anatomy of the mail-cheeked fishes // Zoologica, 1909.— H. 57.— S. 156—182.
- Behnke R. J. Süßwasserfische der Türkei. 6 Teil // Mitt. Hamb. Zool. Mus., 1969.— Bd. 66.— S. 1—15.
- Bridge T. W. Cranial osteology of *Amia calva* // J. Anat. Physiol., 1877.— Vol. 11.— P. 605—678.
- Devillers C. Recherches sur le crâne dermique des Téléostéens // Ann. Paléont., 1947.— Т. 33.— P. 1—94.
- Devillers C. Le crâne des Poissons // Traité de Zoologie.— Т. 13.— Fasc. 1.— Paris: Masson et C éditeurs, 1958.— P. 551—687.
- Devillers C., Corsin J. Les os dermiques crâniens des poissons et des amphibiens, points de vues embryologiques sur les "territoires osseux" et les "fusion" // Orvig T. (ed.). Current Problems of Lower Vertebrate Phylogeny.— Stockholm, 1968.— P. 413—428.
- Goodrich E. S. Studies on the structure and development of vertebrates.— London: McMillan and Co., 1930.— 837 P.
- Gosline W. A. Teleostean Phylogeny // Copeia, 1965.— N 2.— P. 186—194.
- Gosline W. A. The cyprinid dermosphenotic and the subfamily Rasborinae // Occ. Pap. Mus. Univ. Michigan, 1975.— N 673.— 13 P.
- Gregory W. K. Fish skulls: a study of the evolution of natural mechanisms // Trans. Amer. Philos. Soc., New Ser., 1933.— Vol. 23.— Art. 2.— P. 75—481.
- Harrington R. W. The osteoskranium of the american cyprinid fish *Notropis bifrenatus* with an annotated synonymy of teleost skull bones // Copeia, 1955.— N 4.— P. 267—290.
- Hensel K. Morphology of lateral-line canal system of the genera *Abramis*, *Blicca* and *Vimba* with regard to their ecology and systematic position // Acta Univ. Carolin. (Biol.), 1978.— N 3—4.— P. 105—149.
- Holmgren N., Stensiö E. A. Kraniaum und Visceralskelett der Acranier, Cyclostomen und Fische // Handbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere. Bd. 4.— Berlin u. Wien: Urban u. Schwarzenberg, 1936.— S. 233—500.
- Howes G. J. The anatomy and relationships of the cyprinid fish *Luciobrama macrocephalus* (Lacépède) // Bull. Brit. Mus. Nat. Hist. (Zool.), 1978.— Vol. 34.— N 1.— P. 1—64.
- Howes G. J. The anatomy, phylogeny and classification of the bariliine cyprinid fishes // Bull. Brit. Mus. Nat. Hist. (Zool.), 1980.— Vol. 37.— N 3.— P. 129—198.
- Howes G. J. Anatomy and phylogeny of the Chinese Major Carps *Ctenopharyngodon* Steind, 1866 and *Hypophthalmichthys* Blkr, 1860 // Bull. Brit. Mus. Nat. Hist. (Zool.), 1981.— Vol. 41.— N 1.— P. 1—52.
- Jollie M. Development of the head skeleton and pectoral girdle in *Esox* // J. Morph., 1975.— Vol. 147.— P. 61—88.
- Jollie M. Development of the head and pectoral girdle skeleton and scales in *Acipenser* // Copeia, 1980.— N 2.— P. 226—249.
- Jollie M. Segment theory and the homologizing of cranial bones // Amer. Natur., 1981.— Vol. 118.— P. 785—802.

- Jollie M.* Development of the head and pectoral skeleton of *Amia* with a note on the scales // *Morph. Jahrb. Leipzig*, 1984a.— Bd. 130.— S. 315—351.
- Jollie M.* Development of cranial and pectoral girdle bones of *Lepisosteus* with a note on scales // *Copeia*, 1984b.— P. 476—502.
- Jollie M.* Development of the head skeleton and pectoral girdle of Salmon with a note on scales // *Can. J. Zool.*, 1984c.— Vol. 62.— N 9.— P. 1757—1778.
- Jollie M.* Development of the head and pectoral skeleton of *Polypterus* with a note on scales // *J. Zool. London*, 1984d.— Vol. 204.— P. 469—507.
- Jollie M.* A primer of bone names for the understanding of the actinopterygian head and pectoral girdle skeletons // *Can. J. Zool.*, 1986.— Vol. 64.— N 2.— P. 365—379.
- Lekander B.* The sensory line system and the canal bones in the head of some Ostariophysi // *Acta Zool.*, 1949.— Bd. 30.— S. 1—131.
- Nelson G. J.* Infraorbital bones and their bearing on the phylogeny and geography of osteoglossomorph fishes // *Am. Mus. Novit.*, 1969.— N 2394.— P. 1—37.
- Nelson G. J.* Cephalic sensory canals, pitlines and the classification of Esocoid fishes with notes on Galaxiids and other Teleosts // *Novit. Amer. Mus.*, 1972.— N 2492.— P. 1—49.
- Norden C. R.* Comparative osteology of representative salmonid fishes with particular reference to the grayling (*Thymallus arcticus*) and its phylogeny // *J. Fish. Res. Bd. Can.*, 1961.— Vol. 18.— N 5.— P. 679—791.
- Parker W.* On the structure and development of the skull in the Salmon (*Salmo salar* L.) // *Phil. Trans., London*, 1873.— Vol. 163.— N 1.— P. 95—145.
- Parrington F. P.* A theory of the relations of lateral lines to dermal bones // *Proc. Zool. Soc., London*, 1949.— Vol. 119.— P. 65—78.
- Rehrson T.* Some points in the cranial development of teleostomian fishes // *Acta Zool.*, 1922.— Arg. 3.— S. 1—63.
- Pehrson T.* The development of dermal bones in the skull of *Amia calva* // *Acta Zool.*, 1940.— Arg. 21.— S. 1—50.
- Pehrson T.* Some observations on the development and morphology of the dermal bones in the skull of *Acipenser* and *Polyodon* // *Acta Zool.*, 1944a.— Arg. 25.— S. 27—48.
- Pehrson T.* The development of latero-sensory canal bones in the skull of *Esox lusius* // *Acta Zool.*, 1944b.— Arg. 25.— P. 135—157.
- Pehrson T.* Some new interpretations of the skull in *Polypterus* // *Acta Zool.*, 1947.— Arg. 28.— S. 399—455.
- Ramaswami L. S.* The skull and Weberian apparatus in the subfamily Gobioninae (Cyprinidae) // *Acta Zool.*, 1955a.— Arg. 36.— N 2.— S. 127—158.
- Ramaswami L. S.* The skull and Weberian Apparatus of Cyprininae (Cyprinidae) // *Acta Zool.*, 1955b.— Arg. 36.— N 3.— S. 199—242.
- Roberts T. R.* Osteology and relationships of characoid fish particularly the genera *Hepsetus*, *Salminus*, *Hoplias*, *Ctenolucius* and *Acestrophynchus* // *Proc. Calif. Acad. Sci.*, 1969.— Vol. 36.— P. 391—500.
- Sewertzoff A. N.* Beiträge zu einer Theorie des Knochenschädels der Wirbeltiere // *Anat. Anz.*, 1926.— Bd. 60.— S. 427—443.
- Stensiö E. A.* Triassic fishes from East Greenland // *Meddelelser om Gronland.*, 1932.— Bd. 83.— N 3.— 78 S.
- Stensiö E. A.* The sensory lines and dermal bones of the cheek in fishes and amphibians // *K. Svenska Vet. Akad. Handl. (Ser. 3)*, 1947.— Arg 24.— S. 1—195.
- Weitzman S. H.* The osteology of *Brycon meeki*, a generalized characoid fish, with an osteological definition of the family // *Stanf. Ichth. Bull.*, 1962.— Vol. 8.— N 1.— P. 3—77.
- Westoll T. S.* On the cheek bones in teleostome fishes // *J. Anatom.*, 1937.— Vol. 71.— N 3.— P. 362—382.

CYPRINID INFRAORBITAL BONES AND THE PROBLEM OF "DERMOSPHENOTICUM"

N. G. Bogutskaya

S u m m a r y

Morphology, variability and development of the cyprinid infraorbital bones were studied. It is shown that "dermosphenoticum" as a bone distinguishable by some criteria from other infraorbitals is absent. The author suggests that the most typical and probably ancestral infraorbital series includes five bones. This number could be decreased or increased by the fragmentation or by the appearance of a new bony segment. It appears that both expansion and reduction of the infraorbitals could be seen as derived states. The main tendency in the family is the reduction of the lamellar part of the last infraorbitals up to the bony tubes in some cases.

РАЗВИТИЕ ПИЩЕВАРИТЕЛЬНОГО ТРАКТА КАРПА CYPRINUS CARPIO L.

В. М. Коровина, М. А. Дементьева, Е. П. Бондаренко

Государственный НИИ озерного и речного рыбного хозяйства
Зоологический институт АН СССР, Ленинград

Для правильной организации выращивания молоди рыб — объектов рыбоводства — необходимо знание раннего морфогенеза их пищеварительной системы, степени ее подготовленности к восприятию корма. В карповодстве в настоящее время технология массового получения личинок предусматривает заводской метод воспроизводства (Конрадт, Сахаров, 1969), при этом важным элементом технологической схемы выращивания карпа является искусственное кормление (Остроумова и др., 1960; Остроумова, 1983).

Карп — очень давний объект рыбоводства, и тем не менее ранний морфогенез его органов пищеварения изучен недостаточно. Исследователи, прижизненно визуально изучавшие развитие карпа, ограничивались лишь констатацией положения и состояния рта у его личинок (Смирнов, 1955; Брагинская, 1960; Лужин, 1976, 1977; Смирнова, 1978).

Развитие «первичных» глоточных зубов у зародышей и ранних личинок карпа анатомически и гистологически исследовал Гриб (1930). Глоточный аппарат личинок карпа, только что всецело перешедших на экзогенное питание, описал Гейер (Geyer, 1937). Строение печени и поджелудочной железы у личинок карпа на нескольких стадиях развития описаны Смоллвудами (Smallwood, Smallwood, 1931). Детально изучил рост пищеварительного тракта карпа в связи с линейным ростом его тела Клуст (Klust, 1940). Он же кратко описал гистологическое строение пищеварительного тракта личинок карпа. Статья Клуста иллюстрирована тремя фотографиями поперечных срезов двухдневных личинок карпа. К этой работе мы еще вернемся при описании пищеварительного тракта ранних личинок. С применением гистологических и гистохимических методик Дементьевой (1983) было исследовано состояние пищеварительного тракта карпа в раннем постэмбриогенезе. Основная задача этой работы заключалась в выявлении различий в морфогенезе пищеварительного тракта личинок карпа, выращиваемых на разных диетах в условиях тепловодного хозяйства.

Кроме того, о раннем постэмбриогенезе карпа и, в частности, о развитии его пищеварительного тракта, есть большая статья низкого научного уровня. Но поскольку некоторые исследователи (например, Брагинская, 1960) на нее ссылались без критических замечаний и тем самым ввели ее в научную литературу, считаем долгом, хотя бы кратко, показать ее несостоятельность.

Авторы этой статьи Андреев и Баринова (1953) утверждали, что у вылупившихся личинок карпа «ротовое отверстие... прикрыто клапаном, имеющем полукруглую форму» (с. 246). У личинок двухсуточного возраста тоже «ротовое отверстие круглое, на нижней стороне и прикрыто клапаном» (с. 247). Этого клапана у карпа нет. Авторы писали, что только у трехсуточных личинок «в области рта намечается закладка челюстей в виде небольших полосок, идущих по нижнему и верхнему краю ротовой полости» (с. 248). Это неверно. Челюсти закладываются в эмбриогенезе. Даже при визуальном наблюдении через оболочку икринок у зародышей хорошо видна нижняя челюсть. Это описано Смирновым (1955) и неоднократно наблюдалось нами. Статья Андреева и Бариновой пестрит ошибками*.

Поскольку сазан — форма, очень близкая карпу, материалы по раннему морфогенезу органов его пищеварительной системы могут представлять интерес для нашей работы. Однако и у сазана так же, как у карпа, большинство исследователей изучало строение этих органов взрослых рыб, и лишь у некоторых объектами изучения была молодь.

Анатомическое исследование развития формы и роста кишечника сазана, начиная с момента вылупления и кончая половозрелыми особями, было выполнено Ланге (1948), подобно тому, как это сделал Клуст (1940) для карпа.

Строение и развитие ротового аппарата и глотки сазана с момента вылупления описала Еремеева (1948, 1950), а развитие у него «первичных» глоточных зубов — Белогуров (1948).

В работах, описывающих развитие личинок сазана на основании визуальных прижизненных наблюдений отсутствуют сведения по морфогенезу его пищеварительного тракта (Крыжановский, 1949; Васнецов, 1948; Васнецов и др., 1957).

С применением гистологических и гистохимических методик изучала развитие пищеварительной системы сазана на ранних этапах постэмбриогенеза в зависимости от условий питания Кра-

* Андреев и Баринова (1953) вообще не имели правильного представления о морфогенезе рыб. У односуточных личинок карпа, с их точки зрения, «осевой скелет представляет собой однородное вещество со слабо заметной волокнистостью в виде продольно идущей исчерченности» (с. 247). У личинок в возрасте 2 суток «осевой скелет имеет вид волокнистой ткани. Сгущения этой ткани образуют вертикальные перегородки — возникают сегменты формирующихся позвонков» (с. 248). Эта характеристика «осевого скелета» настолько абсурдна, что не нуждается в комментариях. Авторы писали, что хорда у личинок карпа «исчезает» (с. 255), и «замена хорды позвоночным скелетом и формирование позвонков происходит в первые три дня постэмбрионального развития. На 4-й день позвоночный скелет сформирован» (с. 251). На самом же деле хорда полностью не исчезает даже у млекопитающих, а формирование позвоночника карпа в сходных температурных условиях в основном заканчивается на 18—19 день после вылупления (Коровина и др., 1965). Визуально авторы наблюдали «процесс окостенения хряща» (с. 250). Хрящ не окостеневает, а замещается костью. Свои «уникальные» наблюдения авторы осмысливали в свете взглядов Лысенко.

сюкова (1958, 1959, 1964). К сожалению, не все ее наблюдения опубликованы.

Материал и методика

Объектами исследования были зародыши и ранние личинки карпа *Cyprinus carpio* L.

В 1968 г. на Центральной экспериментальной станции (ЦЭС) ГосНИОРХ «Ропша» производителям третьего поколения карпа была сделана гипофизарная инъекция. Оплодотворенную икру инкубировали в большом кристаллизаторе в лабораторных условиях при температуре 20—23° С. Икринки и личинки были зафиксированы жидкостью Буэна. Этим фиксатором мы пользовались и в последующие годы (1977, 1986, 1987).

В 1977 г. на Черепетском экспериментальном участке ГосНИОРХ, расположенном на базе тепловодного Черепетского рыбхоза (Тульская область), инкубировали икру карпа в аппаратах Вейса. Вылупление личинок осуществлялось непосредственно в этих аппаратах. По окончании процесса вылупления личинки из аппаратов переводились в садки, где их выдерживали до перехода на экзогенное питание при температуре 21—23° С *. Личинки были зафиксированы через 6 ч после вылупления и в личиночном возрасте 2, 3, 4 суток.

В 1986 г. на ЦЭС «Ропша» производителям 7-го поколения карпа была сделана гипофизарная инъекция. Инкубация оплодотворенной икры производилась в аппарате Вейса при температуре 20—21° С. Вылупление личинок началось 13 июня в 12 ч. Пробу взяли примерно через сутки после вылупления, 14 июня.

22 мая 1987 г. на Волгореченском производственно-экспериментальном рыбном хозяйстве (г. Волгореченск) в аппаратах Вейса началось массовое вылупление личинок карпа из икры, инкубация которой проходила при 20—23° С. Только что вылупившихся личинок зафиксировали.

Таким образом, в 1977, 1986 и 1987 гг. развитие карпа проходило в условиях промышленного выращивания. Температурный режим во все годы исследования был практически одинаковым.

Изучение развития пищеварительного тракта мы производили с применением гистологических методик. Зародышей и личинок, зафиксированных жидкостью Буэна, заливали в парафин. В 1968 и 1977 гг. материал предварительно проводили через целлоидин-касторовое масло, в 1986 г. — через изобутиловый спирт, в 1987 г. — через изобутиловый спирт и терпинеол. Изготавливали серийные поперечные, саггитальные и фронтальные срезы толщиной 5—7 мкм. В 1968 г. срезы окрашивали гематоксилином Гейденгайна, в 1977 г. — гематоксилином Майера с альциановым синим и азаном по Гейденгайну, в 1986 г. — только азаном, в 1987 г. — кислым гемалауном Майера + эозин.

Фотографии микроскопических препаратов, изготовленных по материалам 1968 г., сделаны в ЛАФОКИ АН СССР, а по материалам 1977, 1986 и 1987 гг. с помощью установки ФМН-2 (объектив $\times 8$ и $\times 40$, гомаль II и IV) в лаборатории ихтиологии ЗИН АН СССР.

Результаты исследования и их обсуждение

У зародышей карпа зачаток кишечника четко выявляется на стадии начала пигментации глаз (рис. 1, *вклейка*). Это узкий плотный клеточный тяж, тянущийся вдоль тела зародыша, прилегающий к вентральной поверхности брюшной полости, стенка

* Известно, что в зависимости от температуры воды выдерживание личинок карпа продолжается 2—4 дня. При температуре 20—22° С — 3 суток (Баранова и др. 1979).

которой контактирует с желточным мешком. Желточный мешок зародыша карпа в передней своей части большой, округлый, имеет грушевидную форму. Примерно на половине туловищного отдела он резко сужается и тянется в каудальном направлении вплоть до того места, где у личинки будет анальное отверстие. Разное отношение гранул желтка к красителям, хорошо видное даже на черно-белых фотографиях — свидетельство различного их состояния в процессе эндогенного питания зародыша. Желточный мешок окружен перибластом, имеющим симпластическое строение.

Постепенно в клеточном тяже кишечника происходит перестройка (рис. 2, *вклейка*) и на той стадии эмбрионального развития, когда глаза зародышей приобрели серую окраску, зачаток их кишечника на всем своем протяжении представляет собой клеточный тяж, в котором четко видны два ряда клеток, тесно примыкающих друг к другу, из них впоследствии образуется кишечный эпителий (рис. 2, 3, 4, *вклейка*). Такой тяж называют эпителиальным. На периферии этого тяжа — тонкий слой соединительной ткани.

Прежде чем приступить к описанию морфогенеза пищеварительного тракта вылупившихся личинок карпа, необходимо напомнить, что личинки рыб из икры одной самки вылупляются неодновременно, неодинаковых размеров и на несколько разных уровнях развития (Слущкий, 1978). Длина тела вылупившихся личинок (фиксированных 4% нейтральным формалином) варьировала от 4,8 до 5,4 мм (средняя $5,15 \pm 0,02$, $n = 50$). Голова их, как правило, была несколько приподнята над желточным мешком, хотя и не вполне распрямлена. Именно поэтому на срезы, перпендикулярные оси тела и проходящие через глаза, не попадает низко расположенный рот.

Рот у большинства вылупившихся личинок подвижный. Просмотр серий поперечных срезов 8 личинок разного размера показал, что степень развития пищеварительного тракта у них не одинаковая. У мелких личинок, характеризующихся большим желточным мешком, пищеварительный тракт менее развит (рис. 5, *вклейка*), чем у более крупных, у которых желток интенсивнее расходовался в период эмбрионального развития (рис. 6, *вклейка*). У относительно мелких личинок в переднем отделе пищеварительного тракта (в каудальной части глотки и в пищеводе) еще нет полостей, тогда как у крупных они в глотке и начале пищевода хорошо выражены*.

В самом конце пищевода, на границе его со средней кишкой, у вылупившихся личинок образуется задний отдел плавательного пузыря. Он отшнуровывается от боковой стенки пищеварительного канала (рис. 7, *вклейка*). Образование плавательного пузыря происходит на уровне грудных плавников.

* Это состояние переднего отдела пищеварительного тракта вылупившихся личинок карпа очень сходно с тем, что наблюдала Красюкова (1958, 1959) у сазана при вылуплении.

В кишечнике узкая полость. У крупных личинок она несколько шире. Поскольку на рис. 5 просветы в средней и задней кишках недостаточно четко видны, даем фотографии срезов при больших увеличениях (рис. 8, *вклейка*). К моменту вылупления у личинок формируется анальное отверстие (рис. 9, *вклейка*). В небольшой по размерам печени нет видимого жира *

При изучении дальнейшего развития пищеварительного тракта карпа мы ориентировались по внешним параметрам личинок на средние варианты.

Развитие личинок карпа идет очень быстро. Через 6 ч после вылупления у большинства личинок была уже хорошо выражена ротовая полость, а глотка и передняя часть пищевода имели относительно широкий просвет (рис. 10, *вклейка*). Слизистая оболочка передней кишки состояла из двухслойного эпителия, подстиляемого соединительной тканью. В эпителиальном пласте передней кишки слизевых клеток пока не было. В каудальном участке пищевода, на уровне грудных плавников, полость отсутствовала (рис. 11, *вклейка*). Здесь еще сохранился остаток плотного клеточного тяжа. Длина его равняется примерно 200 мкм, поэтому полости пищевода и средней кишки на этой стадии развития карпа не сообщаются.

Кишечник ранних личинок карпа в передней части более широкий, чем в конце. Клуст (1940) подсчитал на поперечных срезах, что количество эпителиальных клеток в передней части кишечника вылупившейся личинки равно 12, а вблизи ануса только 7. Так как митотическая активность клеток кишечного эпителия в это время у карпа велика, то через несколько часов в передней части было уже 28 клеток, а в задней — 14 **

Характерной особенностью кишечного эпителия вылупившихся личинок и личинок в возрасте полусуток является отсутствие в нем бокаловидных клеток, обилие митозов и ровный рельеф. Складки слизистой оболочки отсутствуют. Дифференциации кишечника на отделы не наблюдается.

На другой день после вылупления личинки значительно продвинулись в развитии и, в частности, произошли изменения в органах пищеварения (рис. 12, *вклейка*). Рот занял конечное положение. Над дорзальной стенкой глотки возник мускульный глоточный сфинктер, подобный тому, что описан Еремеевой (1950) у личинок сазана, начавших питаться экзогенно. Когда этот сфинктер возникает у сазана — неясно, у карпа же — в возрасте 1 суток. Развилась мышечная оболочка в стенке пищевода. Уменьшился остаток клеточного тяжа пищевода, изолирующий его полость от полости средней кишки. Толщина этой временной перемычки равна теперь

* Печень вылупившихся личинок сазана богата жиром (Красюкова, 1959).

** У личинок сазана в этом возрасте, напротив, в передней части средней кишки просвет более узкий, не превышает 8 мкм, а в задней части равен 30 мкм (Красюкова, 1959).

15 мкм. Кроме того, в ней возникли небольшие просветы (рис. 13, *вклейка*).

На всем протяжении кишечника неширокая полость. Рельеф слизистой оболочки ровный, складок нет. Клетки однослойного кишечного эпителия цилиндрические, каемчатые, очень высока их митотическая активность. Бокаловидных клеток нет (рис. 14, 15, *вклейка*). На периферии кишечника тонкий слой соединительной ткани. Увеличивается в объеме печень, клетки паренхимы которой и на этой стадии лишены видимого жира. Плавательный пузырь еще не наполнен воздухом и стенки его сморщены. Уменьшился желточный мешок.

В возрасте 2 суток у личинок в ротовой полости и глотке среди эпителиальных клеток появились единичные слизевые клетки, наполненные секретом. Одновременно в ротовой полости возникли первые тельца Догеля. Эпителиальная выстилка глотки и пищевода двухслойная. В эпителиальном пласте кишечника обнаруживаются первые бокаловидные клетки, секрет которых не выделяется в полость кишки. Хорошо выражена базальная мембрана кишечного эпителия. К базальной мембране прилегает слой соединительнотканых клеток. В эпителии всего кишечника встречаются многочисленные митозы. Каждая вторая клетка находится в состоянии митотической активности. Однокамерный плавательный пузырь постепенно наполняется воздухом.

На третий день постэмбрионального развития у личинок уже началась дифференциация отделов кишечника. Пищевых частиц в полости пищеварительного тракта еще нет. В ротовой полости увеличилось число слизевых клеток, однако секрет они еще не выделяют. В глотке эпителиальная выстилка стала многослойной, толщина ее увеличилась. Тельца Догеля единичны. В пищеводе также увеличилось количество слизевых клеток и появились невысокие складки слизистой оболочки. У личинок этого возраста на всем протяжении кишечника рельеф слизистой оболочки стал волнистым. Складки слизистой оболочки кишечника неглубокие, соединительная ткань понемногу внедряется в их основания, однако, высота выступов *t. pectoria* незначительна. Наблюдается спад митотической активности клеток кишечного эпителия. Хотя бокаловидных клеток немного, в полости кишечника появились первые капли их секрета. Таким образом, на этой стадии развития кишечный эпителий состоит из секреторных и всасывающих клеток. На последних развита каемка. Известно, что каемка энтероцитов образована большим числом протоплазматических пальцеобразных выростов (микроворсинок), увеличивающих всасывательную поверхность эпителиальных клеток. Эпителиальный пласт кишечника личинок карпа на этой стадии развития подстилают два слоя соединительнотканых клеток, поверх которых лежат редкие гладкомышечные клетки.

Плавательный пузырь значительно увеличился (рис. 16, *вклейка*). После наполнения плавательного пузыря воздухом, которое

происходит постепенно, путем заглатывания небольших его пузырьков, личинки карпа начинают питаться внешним кормом, наряду с продолжающейся резорбцией остатков желтка.

Возраст личинок, которые приступают к питанию внешним кормом, находится в зависимости от температурного режима. Так, например, Смирнов (1955) изучал развитие зеркального карпа при более низких температурах, чем мы (от 17 до 21,5° С, в среднем 19,4° С), и переход на экзогенное питание в его опытах произошел на пятые сутки после вылупления, при наличии остатка желтка.

В условиях наших опытов личинки приступили к питанию внешним кормом в конце четвертых суток постэмбрионального развития. Эти личинки карпа еще имели небольшое количество желтка. Пищеварительный канал личинок этого возраста представляет собой прямую тонкую трубочку. Однако гистологические особенности отдельных участков разные, а это позволяет провести дифференциацию пищеварительного тракта на отделы. Хорошо выражены ротовая полость, глотка, пищевод (так называемая передняя кишка), затем средняя и задняя кишки. В ротовой полости и глотке много функционирующих слизевых клеток, значительное число телец Догеля. В эпителии пищевода вновь следует отметить высокую митотическую активность.

В передней, наиболее расширенной части средней кишки были обнаружены пищевые частицы, в средней и задней — пищевых частиц еще не было, они были заполнены слизью мукоидной природы (голубое окрашивание альциановым синим). В передней части средней кишки усилилась складчатость слизистой оболочки. Среди эпителиальных каемчатых клеток в средней кишке находятся бокаловидные. В краниальной ее части — единичные (рис. 17, *вклейка*), а в средней части они встречаются чаще. В задней части средней кишки складчатость менее выражена. Соединительнотканый слой (*t. propria*) развит слабо, а мышечная оболочка представлена единичными мышечными волокнами.

Уже через несколько часов после начала питания личинок внешним кормом произошла дальнейшая дифференциация средней кишки. В частности, в задней части средней кишки вакуолизировались клетки эпителия. Ядра эпителиальных клеток были сдвинуты базально, а в апикальной части возникли крупные вакуоли с гранулами секрета (рис. 18, *вклейка*). Этот секрет не окрашивается красителем на мукополисахариды, как секрет бокаловидных клеток.

Подобную дифференциацию средней кишки наблюдала и описала у сазана при переходе его личинок на этап смешанного питания Красюкова (1958, 1959).

Таким образом, развитие пищеварительного тракта карпа в период эмбриогенеза и раннего постэмбриогенеза характеризуется строгой последовательностью появления и усложнения его морфологических структур. Сначала следуют морфологические

процессы, результатом которых стало появление в первоначальном клеточном тяже (зачатке пищеварительного тракта) полостей, путем расхождения клеточных слоев и образования эпителия. Этот процесс происходил не одновременно по всей длине тяжа и не имел однонаправленного градиента. В каудальной части пищевода этот процесс характеризуется замедленным темпом, и в течение более чем суток после вылупления сохранилась перемычка, изолирующая полости пищевода и средней кишки. После того, как была полностью сформирована полость пищеварительного тракта, началось усложнение его гистологического строения — появились специализированные элементы эпителия: одноклеточные железы, вкусовые почки (тельца Догеля). В результате активной митотической деятельности клеток кишечного эпителия возникла складчатость слизистой оболочки. Параллельно с морфологическими преобразованиями происходило становление функциональной активности пищеварительного тракта — начали секретировать слизевые и бокаловидные клетки. Вся совокупность изменений, произошедших в пищеварительной системе личинок, подготовила их к переходу на активное питание. Однако слабое развитие складчатости слизистой оболочки пищеварительного канала в период смешанного питания, недостаточное развитие соединительнотканной оболочки, отсутствие сформированной мышечной оболочки кишечника свидетельствует об ограниченных возможностях личинок этого возраста в переработке пищевых объектов.

Сравнивая характеры развития пищеварительных трактов карпа (наши данные) и сазана (данные Красюковой, 1958, 1959), отмечаем большое их сходство. Существенно различаются эти рыбы по темпам морфогенеза пищеварительного тракта. Сазан развивается значительно быстрее. Так например, у личинок сазана в ротовой полости и глотке первые слизевые клетки и тельца Догеля возникают через несколько часов после вылупления, у личинок карпа эти структуры появляются в возрасте 2 суток. У личинок сазана в возрасте 1—2 суток начинается этап, характеризующийся смешанным питанием; в условиях нашего опыта личинки карпа приступили к питанию внешним кормом в конце 4-х суток. Такие различия в темпах морфогенеза несомненно следствие неодинаковых сумм накопления тепла, большей суммой у сазана, чем у карпа.

ЛИТЕРАТУРА

- Андреев И. Ф., Барина Н. Л. Характеристика ранних стадий постэмбрионального развития зеркального карпа // Учен. зап. Кншинезск. ун-та, 1953.— Т. 8.— С. 243—255.
- Баранова В. П., Галкина З. И., Сахаров А. М., Конрадт А. Г. Методические указания по выращиванию ранней молоди карпа в тепловодных хозяйствах на водоемах-охладителях ГРЭС.— Л.: Изд. ГосНИОРХ, 1979.— 12 с.

- Белогуров А. Я. Смена глоточных зубов у сазана, воблы и леща // Морфологические особенности, определяющие питание леща, воблы и сазана.— М.—Л.: Изд-во АН СССР, 1949.— С. 144—181.
- Брагинская Р. Я. Этапы развития культурного карпа // Тр. Ин-та морфологии животных им. А. Н. Северцова, 1960.— Т. 20.— С. 129—149.
- Васнецов В. В. Этапы развития системы органов, связанных с питанием у леща, воблы и сазана // Морфологические особенности, определяющие питание леща, воблы и сазана на всех стадиях развития.— М.—Л.: Изд-во АН СССР, 1948.— С. 58—93.
- Васнецов В., В., Еремеева Е. Ф., Ланге Н. О., Дмитриева Е. Н., Брагинская Р. Я. Этапы развития промысловых и полупроходных рыб Волги и Дона леща, сазана, воблы, тарани и судака // Тр. Ин-та морфологии животных им. А. Н. Северцова, 1957.— Вып. 16.— С. 27—37.
- Гриб А. В. О глоточных зубах у карповых рыб // Тр. Ленингр. о-ва естествоиспытателей, 1930.— Т. 40.— Вып. 2.— С. 109—144.
- Дементьева М. А. Морфогенез пищеварительного канала личинок карпа при выращивании на разных диетах в тепловодном хозяйстве // Тр. ГосНИОРХ, 1983.— Т. 194.— С. 74—81.
- Еремеева Е. Ф. Развитие глоточного аппарата костистых рыб // Тр. Ин-та морфологии животных им. А. Н. Северцова, 1950.— Вып. 3.— С. 19—33.
- Конрадт А. Г., Сахаров А. М. Инструкция по получению личинок карпа и сазана заводским методом.
- Коровина В. М., Любичкая А. И., Дорофеева Е. А. Влияние видимого света на скорость образования хрящевых элементов скелета костистых рыб // Вопр. ихтиологии, 1965.— Т. 5.— Вып. 3 (36).— С. 404—410.
- Красюкова З. В. Гистологические изменения слизистой оболочки кишечника сазана в связи с составом пищи на ранних этапах постэмбриогенеза // Вестник ЛГУ, 1958.— Вып. 1. Сер. биол.— С. 31—141.
- Красюкова З. В. Развитие пищеварительной системы сазана *Cyprinus carpio* L. на ранних этапах постэмбрионального периода и его зависимость от условий питания.— Автореф. канд. дис. Л., 1959.— С. 1—21.
- Крыжановский С. Г. Эколого-морфологические закономерности развития карповых, вьюновых и сомовых рыб (Cyprinoidei и Siluroidei) // Тр. Ин-та морфологии животных, 1949.— Вып. 1.— С. 5—332.
- Ланге Н. О. Развитие кишечника сазана (*Cyprinus carpio* L.), воблы (*Rutilus rutilus caspius* (Jakowlev) и леща (*Abramis brama* (L.)) // Морфологические особенности, определяющие питание леща, воблы и сазана на всех стадиях развития.— М.—Л.: Изд-во АН СССР, 1948.— С. 183—218.
- Лужин Б. Этапы развития карпа // Рыбоводство и рыболовство, 1977.— № 3.— С. 10—12.
- Лужин Б. Зародышевое развитие карпа // Рыбоводство и рыболовство, 1977.— № 2.— С. 11—12.
- Остроумова И. Н., Турецкий В. И., Иванов В. И., Дементьева М. А. Полноценный стартовый корм для личинок карпа в условиях теплых вод // Рыбное хозяйство, 1980.— № 6.— С. 41—44.
- Остроумова И. Н. Потребность рыб в белке и ее особенности у личинок в связи с этапами развития пищеварительной функции // Тр. ГосНИОРХ, 1983.— Т. 194.— С. 3—19.
- Слуцкий Е. С. Фенотипическая изменчивость рыб (селекционный аспект) // Изв. Гос. н-иссл. ин-та озерн. и речн. рыбн. хоз-ва, 1978.— Т. 134.— С. 3—132.
- Смирнов А. И. Некоторые особенности развития зеркального карпа // Вопр. ихтиологии, 1955.— Вып. 3.— С. 67—76.
- Смирнова Е. Н. Развитие зеркального карпа в зародышевый период // Эколого-морфологические исследования развития рыб.— М.: Наука, 1978.— С. 6—71.
- Geyer E. Der seitliche Ablauf der Bezahnung und der Zahnwechsels bei *Cyprinus carpio* L., unter besonderer berücksichtigung des Einsommerigen Karpfens // Morph. Jahrb. Ztschr. für Anat. und Entwicklungsgesch., 1937.— Bd. 80.— Hf. 2.

Klust Y. Ueber Entwicklung Bau und Function des Darmes beim Karpfen (*Cyprinus carpio*) // Intern. Rev. d. gesamt. Hydrobiol. und Hydrograph., 1949.— Bd. 39.— Hf. 5/6.— S. 498—536; Bd. 40; Hf 1/2.— S. 88—173.
Smallwood W. M., Smallwood M. L. The development of the carp (*Cyprinus carpio*) // J. of morphol. and physiol., 1931.— Vol. 52.— N 1.— P. 217—231.

DEVELOPMENT OF THE DIGESTIVE TRACT OF CARP *CYPRINUS CARPIO* L.

V. M. Korovina, M. A. Dement'eva, E. P. Bondarenko

Summary

Development of the digestive tract of the carp (20—23° C) has been studied. Germ of the digestive tract in embryos on the phase of beginning eye pigmentation has no cavity. In small newly hatched larvae the yolk sack is big and the digestive tract is less developed. All newly hatched larvae have a narrow cavity in their midgut. Its epithelial layer has no goblet cells yet, has many mitoses, even relief. Only in two-day larvae begin feeding if remnants of yolk are available in the end of the fourth day when epithelium of the fore part of the digestive tract has many functioning mucous cells and Dogiel bodies, and midgut has many goblet cells. Differentiation of the midgut begins when the larvae begin feeding on mixed food.

О ВАЛИДНОСТИ *MACROURUS WHITSONI* (REGAN, 1913) (MACROURIDAE)

И. А. Трунов, В. В. Константинов

Атлантический научно-исследовательский институт
рыбного хозяйства и океанографии, Калининград
Зоологический институт АН СССР, Ленинград

Ранее (Трунов, Константинов, 1986) нами было установлено, что *M. holotrachys* Günther, 1878 и *M. carinatus* (Günther, 1878) — самостоятельные виды. Оставался неясным видовой статус *M. whitsoni*. Так, Ивамото и Гейстдорфер (Iwamoto, Geistdoerfer, 1985) и Ивамото (Iwamoto, 1986) виды *M. carinatus* и *M. whitsoni* рассматривают в качестве синонимов *M. holotrachys*. Относительно первого вида вопрос ясен. Что же касается второго представителя, то полученные нами результаты обработки и сравнительного анализа собранного в Антарктике и Субантарктике материала показали, что различия между *M. whitsoni* и наиболее близким к нему *M. carinatus* вполне достаточны, чтобы считать *M. whitsoni* также самостоятельным видом рода *Macrourus*.

В предлагаемой работе мы приводим, по возможности, более полное описание *M. whitsoni* и сравнение его с *M. carinatus*.

При описании использованы признаки и их обозначения, что и ранее (Трунов, Константинов, 1986). Помимо этого включены следующие условные обозначения признаков: o_2 — поперечный диаметр орбиты; SI — промежуток между симфизисом нижней челюсти и задним краем межжаберной перепонки; $I\bar{W}$ — ширина свободной от межжаберного перешейка складки межжаберной перепонки; D_1, P, R, V — число лучей в 1-м спинном, грудном и брюшном плавниках; $sp. br.$ — количество жаберных тычинок на внутренней стороне нижней части 1-й жаберной дуги; $p. c.$ — количество пилорических придатков; SiD — число рядов чешуй между основаниями спинных плавников; SA — число чешуй в косом ряду между началом основания анального плавника и боковой линией; $SD_1 (D_2)$ — число чешуй в косом ряду между серединой основания 1-го (началом основания 2-го) спинного плавника и боковой линией.

Наименование гребней головы приводится по Ивамото (1978).

Macrourus whitsoni (Regan, 1913)

Chalinura whitsoni Regan, 1913 (первоописание). — Короткевич, 1964 (заливы Алашеева и Ленинградский, в списке).

Macrourus holotrachys (пес Günther). — Пермитин, 1969; 1977 (острова Южная Георгия и Южные Сандвичевы; упоминание). — Hureau, 1979 (острова Крозе и Кергелен; нахождение). — Томо, 1981 (Южные Оркнейские острова; краткое описание).

Macrourus whitsoni: Макушок, 1972 (хребет Кергелен, залив Эдуарда VIII, остров Скотта, Земля Эндерби, море Космонавтов, залив Ленинградский, Земля Королевы Мод; подробное описание).— Пермитин, 1977 (Южные Оркнейские острова; указание).— Трунов, 1985а, б (подводная возвышенность Мод, море Лазарева; в списке, биология).— Трунов, Ломова, 1985 (континентальный склон Антарктиды между 10° з. д.— 35° в. д.; биология).

Ранняя синонимия *M. whitsoni* приведена в работе Макушка (1972).

Материал. ЗИН № 45534, НПС «Чатыр-Даг», ст. 79, 8.02.1973 г., хребет Гуннерус, 68°02' ю. ш., 33°06' в. д., глубина 525 м, 4 экз. TL 225—255 мм (с 49—59 мм), коллектор П. Танкевич; ЗИН № 45535, НПС «Чатыр-Даг», ст. 84, 9.02.1973 г. хребет Гуннерус, 67°42' ю. ш., 32°04' в. д., глубина 1000 м, 1 экз. TL 264 (с 59 мм), коллектор П. Танкевич; ЗИН № 45726, д/э «Обь», ст. 115, 16.05.1956 г., хребет Кергелен, 58°43' ю. ш., 80°52' в. д., глубина 1620—1580 м, 8 экз. TL 122—488 мм (с 26—107 мм), коллекторы А. Андрияшев, А. Токарев; ЗИН № 45727, д/э «Обь», ст. 176, 23.01.1957 г., остров Хёрд, 59°04' ю. ш., 78°03' в. д., глубина 1320 м, 1 экз. TL 298 мм (с 74 мм), коллекторы В. Барсуков, Ю. Пермитин; ЗИН № 45728, д/э «Обь», ст. 202, 2.02.1957 г., севернее залива Эдуарда VIII, 69°30' ю. ш., 59°30' в. д., глубина 1180—500 м, 6 экз. TL 227—575 мм (с 52—124 мм), коллекторы В. Барсуков, Ю. Пермитин; ЗИН № 45729, д/э «Обь», ст. 377, 1.04.1958 г., у острова Скотта, 67°23' ю. ш., 179°53' з. д., глубина 500—900 м, 4 экз. TL 100—166 мм (с 22—36,5 мм), коллекторы А. Андрияшев, Ю. Пермитин; ЗИН № 6/н, д/э «Обь», ст. 698, 9.04.1963 г., море Космонавтов, 68°48' ю. ш., 45°42' в. д., глубина 1820—2020 м, 3 экз. TL 173—197 мм (с 37—49 мм), коллектор В. Короткевич; ЗИН № 47211, НИС «Ак. Книпович», ст. 151, 3.03.1965 г., о. Южная Георгия, 53°34' ю. ш., 36°45' з. д., глубина 830—658 м, 15 экз. TL 455—540 мм (с 92—114 мм), коллектор Ю. Пермитин; ЗИН № 6/н, НИС «Ак. Книпович», ст. 774, 8.02.1967 г., Южные Оркнейские о-ва, 60°25' ю. ш., 45°38' з. д., глубина 720—626 м, 1 экз. TL 642 мм (с 52,8 мм), коллектор Ю. Пермитин; ЗИН № 6/н, НИС «Ак. Книпович», ст. 932, 14.03.1967 г., Южно-Антверпийский хребет, 60°11' ю. ш., 35°10' з. д., глубина 900 м, 14 экз. TL 115—431 мм (с 25,5—75,6 мм), коллектор Ю. Пермитин; ЗИН № 47522, д/э, «Обь», ст. 938, 21.01.1968 г., у о. Петра I, 68°49' ю. ш., 90°54' з. д., глубина 200—400 м, 10 экз. TL 96—187 мм, (с 19,3—42 мм), коллекторы Е. Грузов, А. Пушкин; ЗИН № 47523, НПС «Аэлита», ст. 6, 1—2.02.1968 г., о. Кергелен, 46°50' ю. ш., 67°47' в. д., глубина 460 м, 1 экз. TL 265 мм (с 62 мм), коллектор Карпенко; ЗИН № 47524, НПС «Пелагида», ст. 24, 9.01.1970 г., Земля Грейама, 64°12' ю. ш., 65°03' з. д., глубина 580 м, 5 экз. TL 178—243 мм (с 40—51 мм), коллектор И. Серобаба; ЗИН № 48355, НПС «Кара-Даг», ст. 362, 24.12.1971 г., о. Хёрд, 52°00' ю. ш., 74°34' в. д., глубина 332—355 м, 3 экз. TL 270—387 мм (с 59,5—83,5 мм), коллектор Ю. Щербачев; ЗИН № 48367, НПС «Аэлита», ст. 54, 2.02.1968 г., о. Кергелен, 46°50' ю. ш., 67°47' в. д., глубина 460 м, 4 экз. TL 225—395 мм (с 51—80,5 мм), коллектор Карпенко; ЗИН № 48368, НПС «Скиф», ст. 300, 26.12.1969 г., хребет Кергелен, 49°36' ю. ш., 71°28' в. д., глубина 610 м, 3 экз. TL 118—146 мм (с 26—32 мм), коллектор Н. Кононов; ЗИН № 48369, НПС «Скиф», ст. 342, 14.01.1970 г., у о. Кергелен, 47°33' ю. ш., 71°48' в. д., глубина 500 м; 11 экз. TL 235—425 мм (с 51—90 мм), коллектор Н. Кононов; ЗИН № 48370 НПС «Скиф», ст. 457, 2.03.1970 г., у о. Кергелен, 46°54' ю. ш., 69°08' в. д., глубина 625 м, 1 экз. TL 600+ мм (с 123 мм), коллектор Н. Кононов; ЗИН № 48371, НПС «Скиф», ст. 634, 1.04.1970 г., у о. Кергелен, 49°45' ю. ш., 72°03'5" в. д., глубина 600 м, 2 экз. TL 340—380 мм (с 73—78 мм), коллектор Н. Кононов; ЗИН № 48372, НПС «Пелагида», ст. 37, 15.01.1970 г., Земля Грейама, 64°20' ю. ш., 67°41' з. д., глубина 500—480 м, 6 экз. TL 195—290 мм (с 43,5—65,5 мм), коллектор И. Серобаба; ЗИН № 48373, НПС «Скиф», ст. 16, 6.02.1972 г., о. Хёрд, 51°58' ю. ш., 73°17' в. д., глубина 452—443 м, 4 экз. TL 274—332 мм (с 60—72 мм), коллектор И. Чечун; ЗИН № 48374, РТМА «Фиолент», ст. 144, 4.12.1972 г., Кергеленский хребет, 51°35' ю. ш., 72°03' в. д., глубина 780—800 м, 2 экз. TL 157+—175 мм (с 28—37,5 мм), коллектор И. Чечун; ЗИН № 48376, РТМА «Фиолент», 5.12.1972 г., Кергеленский хребет, 51°47' ю. ш., 71°47' в. д., глубина 1050—1000 м, 3 экз. TL 144—218 мм (с 34,5—46,5 мм), коллектор И. Чечун; ЗИН № 48377, НИС «Ак. Книпович», ст. 84, 9.05.1981 г., у о. Юж-

ная Georgia, 54°42' ю. ш., 34°45' з. д., глубина 480—600 м, 2 экз. *TL* 315—410 мм (с 68—98 мм), коллекторы А. Неелов, Ю. Пермитин; ЗИН № 48378, БМРТ «Гижига», ст. 193, 3.11.1986 г., скалы Шаг, 53°25' ю. ш., 41°41' з. д., глубина 525—574 м, 1 экз. *TL* 270 мм (с 56 мм), коллектор В. Константинов; ЗИН № 48379, БМРТ «Гижига», ст. 194 4.11.1986 г., скалы Шаг, 53°55' ю. ш., 40°30' з. д., глубина 512—597 м, 5 экз. *TL* 316—640 мм (с 66,5—131 мм), коллектор В. Константинов; ЗИН № 48380, БМРТ «Гижига», ст. 197, 4.11.1986 г., скалы Шаг, 53°56' ю. ш., 41°20' з. д., глубина 620—635 м, 2 экз. *TL* 265—315 мм (с 59—65 мм), коллектор В. Константинов; ЗИН № 48720 НПС «Салехард», ст. 129, 23.02.1980 г., хребет Гуннерус, 67°54' ю. ш., 33°25' в. д., глубина 730—700 м, 2 экз. *TL* 313 и 385 мм (с 72 и 78 мм), коллектор В. Хвичия; ЗИН № 48721, НИС «Проф. Месяцев», ст. 56, 29.07.1987 г., о. Хёрд, 52°36' ю. ш., 75°06' в. д., глубина 510—516 мм, 2 экз. *TL* 278, 450 мм (с 58,5; 97 мм), коллектор В. Герасимчук; ЗИН № 48722, НПС «Скиф», ст. 295/463, 21.12.1969 г., хребет Кергелен, 51°31' ю. ш., 73°06' в. д., глубина 510 м, 9 экз. *TL* 275—475 мм (с 61—102 мм), коллектор Н. Кононов; ЗИН № 48769, НИС «Ак. Книпович», ст. 118, 23.05.1981 г., у о. Южная Georgia, 53°43' ю. ш., 38°38' з. д., глубина 440—605 м, 4 экз. *TL* 305—450 мм (с 64—98 мм) коллекторы А. Неелов, Ю. Пермитин; ЗИН № 48770, НПС «Эврика», ст. 133, 1.03.1981 г., море Лазарева, 69°37' ю. ш., 10°58' в. д., глубина 800—790 м, 3 экз. *TL* 260—435 мм (с 58—100 мм), коллектор И. Трунов; ЗИН № 48771, НПС «Чатыр-Даг», ст. 89, 6.02.1984 г., море Содружества, 66°36' ю. ш., 59°21' в. д., глубина 450—800 м, 2 экз. *TL* 452 и 560 мм (с 102 и 121 мм), коллектор Г. Шандиков; ЗИН № 49016 НПС «Параллакс», трал 154, 21.01.1986, о. Мордвинова, 60°57'3" ю. ш., 55°56'4" з. д., глубина 410—470 м, 3 экз. *TL* 170—185 мм (с 37,2—47 мм), коллектор А. Какора; ЗИН № 49025, РТМА «Эврика», трал 25, 15.01.87, 59°56'5" ю. ш., 32°22' з. д., глубина 510—540 м, 1 экз., *TL* 375+ мм, (с 88 мм), коллекторы А. Неелов, И. Смирнов.

Помимо этого, были использованы 30 экз. *M. whitsoni*, собранные на РТМС «Вольный ветер» (январь 1983 г.) в заливе Ленинградский и на подводной возвышенности Мод.

Д и а г н о з. Область между подглазничным гребнем и верхней челюстью покрыта чешуей: на нижней стороне нижней челюсти чешуя имеется или (очень редко) ее нет; межглазничное расстояние обычно в 1,—1,6 раза меньше продольного диаметра орбиты*; в косом ряду между началом анального плавника и боковой линией (в направлении 1-го спинного плавника) 28—39 (обычно 30—35) чешуй; пилорических придатков 15—38; передняя жаберная щель обычно в 1,4—1,5 раза шире последней; длина брюшного плавника чаще больше промежутка между симфизисом нижней челюсти и задним краем межжаберной перепонки; анальный плавник начинается обычно впереди или на уровне начала 2-го спинного плавника (редко под основанием 2—4-го его луча); голые участки кожи сверху по бокам передней части рыла обычно хорошо выражены; тычинок на внутренней стороне нижней части 1-й жаберной дуги 7—11 (чаще 8—10); в брюшном плавнике 7—9 (чаще 8—9) лучей; на чешуе туловища 1—3 (редко больше) рядов зубчиков; подглазничный гребень и рыльная «бляшка» обычно развиты слабо.

О п и с а н и е. По форме тела *M. whitsoni* мало отличается от близкого *M. carinatus*. Голова сравнительно большая, abdomi-

* У отдельных мелких особей (*TL* 96—130 мм) от о. Петра I межглазничное расстояние в 1,7—1,9 раза меньше продольного диаметра орбиты.

нальный отдел туловища короткий. Верхний профиль рыла чаще выпуклый или прямой, реже слабо вогнутый. Задний край медио-рострального гребня заметно (реже слабо) приподнят. Гребни головы обычно умеренно развиты. Ростральная и предноздревые «бляшки» чаще слабо выражены, состоят из 3—5 конических выступов каждая. Длина рыла обычно меньше (редко равна или едва больше) продольного диаметра орбиты, содержится 2,9—3,7 раза (вентральная длина рыла — 3,8—5,3 раза) в длине головы. Глаз слегка овальный, продольный диаметр орбиты в 1,1—1,6 (у отдельных мелких особей от о. Петра I — в 1,7—1,9) раза больше межглазничного расстояния, обычно слегка меньше (редко равен или едва больше) заглазничной длины, в длине головы содержится 2,5—3,4 раза. Межглазничная область обычно вогнута в продольном направлении. Рот нижний, ргаемахиллаге начинается впереди или на вертикали передней ноздри (реже на вертикали задней ноздри), заканчивается на вертикали между серединой зрачка и его задним краем (реже позади зрачка); ее длина едва больше (редко равна или меньше) диаметра орбиты. Подбородочный усик менее 0,4 диаметра орбиты. Пилорические придатки простые. Светящийся орган не обнаружен, однако у очень редких особей под кожей у переднего края анального отверстия имеется структурное образование, напоминающее рудимент светящейся железы.

Измерения (% с) приведены в табл. 1.

Первый спинной плавник начинается на или позади (очень редко перед) вертикали заднего края основания грудного плавника. Второй жесткий луч лишь немного длиннее 1-го мягкого луча, по переднему краю несет от 4—7 до 30 слабо или хорошо развитых зубчиков. Промежуток между спинными плавниками обычно меньше (редко равен или больше) длины основания 1-го из них. Брюшные плавники начинаются на или впереди вертикали начала основания грудного плавника (редко под его основанием), наружный луч каждого заключен в кожистую оболочку, длиннее других, чаще заканчивается перед анальным отверстием (редко позади, иногда достигая основания 4-го луча анального плавника). Второй спинной и анальный плавники начинаются на одном уровне или анальный чуть впереди 2-го спинного (редко под основанием 2—4-го его луча). Грудной плавник достигает вертикали анального отверстия (у крупных особей) или основания 3—7-го луча анального плавника (у мелких).

Чешуя туловища умеренно крупная, обычно тонкая, довольно легко спадающая (очень редко прочно сидящая), несет 1—3 (редко 5 или больше) почти не расходящихся ряда зубчиков; каждый последующий (начиная от центра чешуи) в ряду зубчик выше предыдущего; срединный ряд из 4—7 увеличенных, заметно или значительно налегающих друг на друга зубчиков, наклоненных к плоскости чешуи под углом от 20—40° (на чешуях по бокам туловища) до 45—50° (на чешуях перед 1-м спинным плавником,

Сравнительная характеристика пластических признаков
M. whitsoni и *M. carinatus* (% с)

Признак	<i>M. whitsoni</i>			<i>M. carinatus</i>			<i>M</i> _{diff}
	<i>M</i>	lim	<i>n</i>	<i>M</i>	lim	<i>n</i>	
<i>o</i> ₁	34,23	29,6—40,0	97	35,32	31,4—40,5	91	3,75
<i>o</i> ₂	30,90	25,5—34,4	79	31,91	28,3—35,6	91	3,06
<i>io</i>	24,76	19,9—31,4	97	17,80	14,8—20,0	92	34,37
<i>ao</i>	30,92	27,0—34,4	84	31,70	28,4—34,7	91	3,37
<i>in</i>	19,79	16,4—22,6	77	17,18	14,8—19,7	84	12,33
<i>sorb</i>	14,15	11,9—16,2	78	14,00	10,6—15,7	84	0,93
<i>am</i>	23,10	18,7—26,5	74	20,33	13,3—26,1	92	8,18
<i>po</i>	37,17	32,0—42,0	79	35,61	31,1—40,7	92	5,78
<i>l</i> _{<i>pmx</i>}	37,34	31,7—41,9	79	34,19	27,2—41,0	91	8,10
<i>l</i> _{<i>cr</i>}	11,82	8,1—15,3	75	14,39	9,2—20,8	61	8,23
<i>f. br</i> ₁	15,62	11,8—19,4	72	9,94	8,1—13,6	52	15,97
<i>f. br</i> ₂	26,12	21,1—31,5	70	22,58	19,6—25,9	47	7,76
<i>f. br</i> ₅	10,44	7,4—12,7	71	9,13	6,1—11,6	49	5,29
<i>H</i>	78,28	68,2—98,0	63	73,76	66,0—89,3	47	3,92
<i>aP</i>	104,17	98,4—116,9	78	104,45	98,0—118,8	63	0,55
<i>aV</i>	104,21	88,7—118,6	77	105,21	97,1—113,7	64	1,31
<i>lP</i>	55,04	46,3—60,8	73	49,16	42,5—56,7	58	10,96
<i>aD</i> ₁	115,67	107,0—123,0	77	117,45	109,8—125,5	86	5,03
<i>lD</i> ₁	27,50	20,5—32,6	79	25,85	21,2—31,5	89	4,07
<i>hD</i> ₁	60,19	52,2—69,6	39	55,57	49,7—61,3	46	5,25
<i>iD</i>	26,17	15,5—35,8	79	20,65	12,0—31,4	88	8,51
<i>aA</i>	162,86	138,3—182,0	77	160,65	150,0—174,4	85	1,80
<i>lV</i>	50,84	39,1—68,8	74	38,70	32,6—45,4	82	17,97
<i>VV</i>	34,57	29,0—40,3	65	32,09	27,2—37,6	51	4,08
<i>Sl</i>	44,11	37,7—47,8	77	46,59	39,4—52,9	82	4,70
<i>lV</i>	34,57	28,6—41,0	79	33,90	27,2—39,7	81	1,22
<i>VA</i>	64,84	52,9—82,0	76	59,61	48,4—72,5	88	4,66
<i>WI</i>	10,70	5,5—16,1	47	6,69	3,1—9,5	11	5,26
<i>ll</i> _{<i>p. c.</i>}	42,49	25,4—66,5	34	43,56	29,9—59,9	32	0,48

груди и живота); боковые ряды зубчиков короткие, обычно несут до 3 зубчиков каждый. Чешуи перед 1-м спинным плавником более мощные, чем на остальной части туловища, а ряды зубчиков на них расходящиеся. Чешуи вдоль туловищного сейсмосенсорного канала обычно лишены зубчиков, нет их на чешуях вдоль плечевого пояса и на основании 1-го спинного плавника. На абдоминальной части туловища (ниже боковой линии) чешуи довольно мелкие, слегка удлинённые, обычно с 1 рядом зубчиков.

Чешуя головы неоднородна и отличается от чешуи туловища. Между гребнями верхней части головы, между заглазничным гребнем и верхним краем предкрышки, на щеках (у нижнего заднего края орбиты) на нижней части предкрышки (перед и ниже усиленных чешуй вдоль ее заднего края), ниже подглазничного гребня (позади вертикали ротовой щели), снизу во второй половине или только на конце нижней стороны нижней челюсти чешуя мелкая, нежная, полупогруженная в кожу, без, с 1 или (редко)

3 расходящимися рядами разобщенных, почти вертикально стоящих тонких зубчиков, которые в срединном ряду выше, чем в боковых.

На крышечной и, частью, предкрышечной костях чешуи крупные, несут 3—7 расходящихся рядов слабо налегающих друг на друга зубчиков, наклоненных к плоскости чешуи под углом до 45°; зубчики срединного ряда усилены и выше боковых зубчиков.

Гребни головы образованы грубыми, сильными чешуями, несущими от 1—5 (в надглазничном, теменном, заглазничном и затылочном гребнях до 5—8) в медиоростральном и подглазничном гребнях расходящихся рядов свободных, наклоненных под углом 70—85° зубчиков. На чешуях медиорострального гребня срединный ряд зубчиков чаще развит лучше, чем на чешуях остальных гребней. Между орбитой и подглазничным гребнем имеются 2 обычно хорошо выраженных ряда усиленных чешуй, верхний из которых начинается на вертикали переднего края орбиты, нижний — на вертикали ее середины. В подглазничном гребне (4—7) + + (16—17) + (5—6), в медиоростральном 7—8, в надглазничном и теменном по 8—12, в заглазничном 6—7, в затылочном 4—6 чешуй. Промежуток между средним и задним отделами подглазничного гребня хорошо выражен, больше величины примыкающих чешуй гребня. Отдельные грубые чешуи имеются на верхней части и вдоль заднего края предкрышки, между теменным и заглазничным гребнями, а также, очень редко, одиночная чешуя (как у некоторых видов рода *Coelorinchus*) у начала туловищного сейсмo-сенсорного канала. На всех чешуях головы, как и на туловище, каждый последующий зубчик в ряду, считая от центра чешуи, выше предыдущего.

Чешуи нет на нижней стороне, на части или (редко) на всей нижней стороне нижней челюсти, на жаберных перепонках, подбородке и межжаберном промежутке, а также сверху на передней части рыла по обе стороны от медиорострального гребня, в области ноздрей и ниже, вплоть до подглазничного гребня.

Челюстные зубы мелкие, многочисленные, одинаковые по форме, острые, слегка изогнутые внутрь, образуют сужающиеся кзади полосы; зубы наружного ряда почти не увеличены. У симфизиса верхней челюсти зубы в 4—7, у симфизиса нижней челюсти в 2—3 неправильных ряда.

Жаберные перепонки срастаются между собой на вертикали заднего края орбиты или слегка за ней, реже под промежутком между задним краем орбиты и задним краем зрачка. Нижний край *suboperculum* слегка удлинен и заужен. Первая жаберная щель в 1,3—2,4 раза уже 2-й и в 1,2—2,0 раза шире 5-й жаберной щели. На внутренней стороне 1-й жаберной дуги (1—2) + (0—1) + + (7—11), на наружной стороне 2-й — (0—1) + (0—1) + (7—11), на внутренней стороне 4-й до 4—7 очень коротких тычинок с утолщенными верхушками, несущими острые мелкие зубчики.

Окраска тела коричневая или темновато-коричневая. Плавники коричневые или темно-коричневые, наружный луч брюшных плавников светлее других. Стенки ротовой и жаберной полостей, жаберные дуги и тычинки светло- или темно-коричневые, жаберные перепонки темно-коричневые, жаберные лепестки, пилорические придатки более или менее светлые, брюшина темно-коричневая или почти черная. Кожа вдоль передней и боковой части нижней губы темная или почти черная (очень редко светло-серая).

Сравнительные замечания. Из двух субантарктических видов — *M. holotrachys* и *M. carinatus* — антарктический *M. whitsoni* проявляет наибольшее сходство с последним из них; в то же время от *M. carinatus* он существенно отличается более широким межглазничным промежутком (рис. 1), длиной брюшных и грудных плавников, величиной 1-й жаберной щели, большим промежутком между надноздревыми гребнями и другими пластическими признаками (см. табл. 1), большим числом чешуй в косом ряду между боковой линией и началом анального плавника, пилорических придатков, жаберных тычинок на нижней части 1-й жаберной дуги, рядов чешуй между спинными плавниками, числом чешуй между серединой основания 1-го (началом основания 2-го) спинного плавника и боковой линией (табл. 2), в среднем меньшим числом зубчиков на чешуях туловища, более мелкой чешуей на нижней и боковой частях живота; меньшей массой отолитов у одноразмерных особей (рис. 2). Помимо этого, как показало изуче-

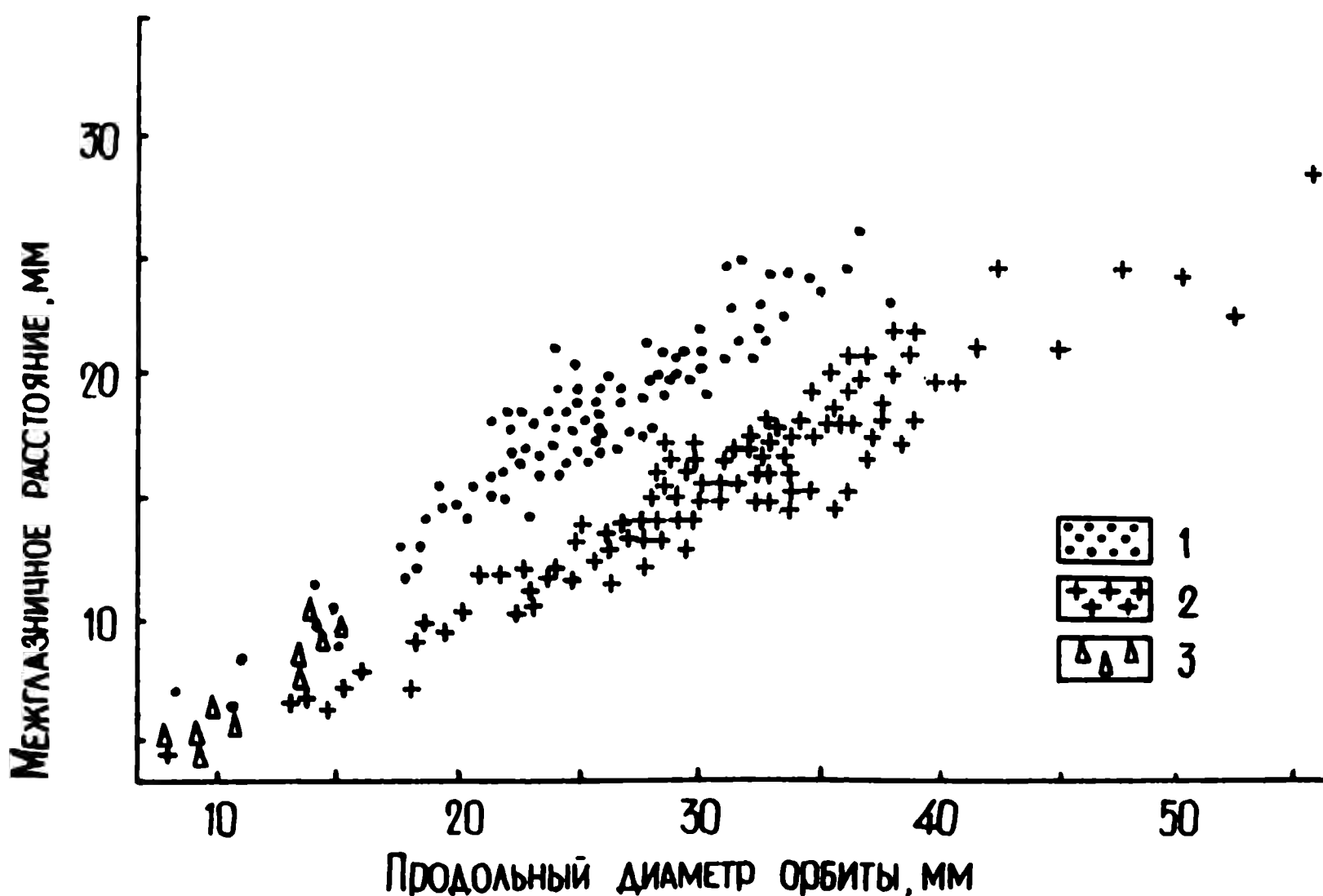


Рис. 1. Соотношение между шириной межглазничного промежутка и продольным диаметром орбиты у *M. whitsoni* и *M. carinatus*

1 — *M. whitsoni*, 2 — *M. carinatus*, 3 — *M. whitsoni* от о. Петра I

Некоторые меристические признаки *M. whitsoni* и *M. carinatus*

Признак	<i>M. whitsoni</i>			<i>M. carinatus</i>		
	<i>M</i>	lim	<i>n</i>	<i>M</i>	lim	<i>n</i>
<i>sp. br.</i>	8,93	7—11	42	7,00	6—8	26
<i>p. c.</i>	26,57	15—38	54	16,83	11—21	108
<i>SA</i>	32,26	28—39	38	22,24	18—26	37
<i>SiD</i>	7,20	4—10	66	4,84	4—7	61
<i>SD₁</i>	5,97	5—7	61	4,99	4—6	89
<i>SD₂</i>	6,71	5—8	51	5,52	4—6	73
<i>D₁</i>	11,43	10—13	83	11,70	10—14	94
<i>P</i>	18,35	16—21	77	18,01	16—20	66
<i>V</i>	8,18	7—9	79	8,00	7—9	151

Примечание. Для *D₁* указано общее число лучей.

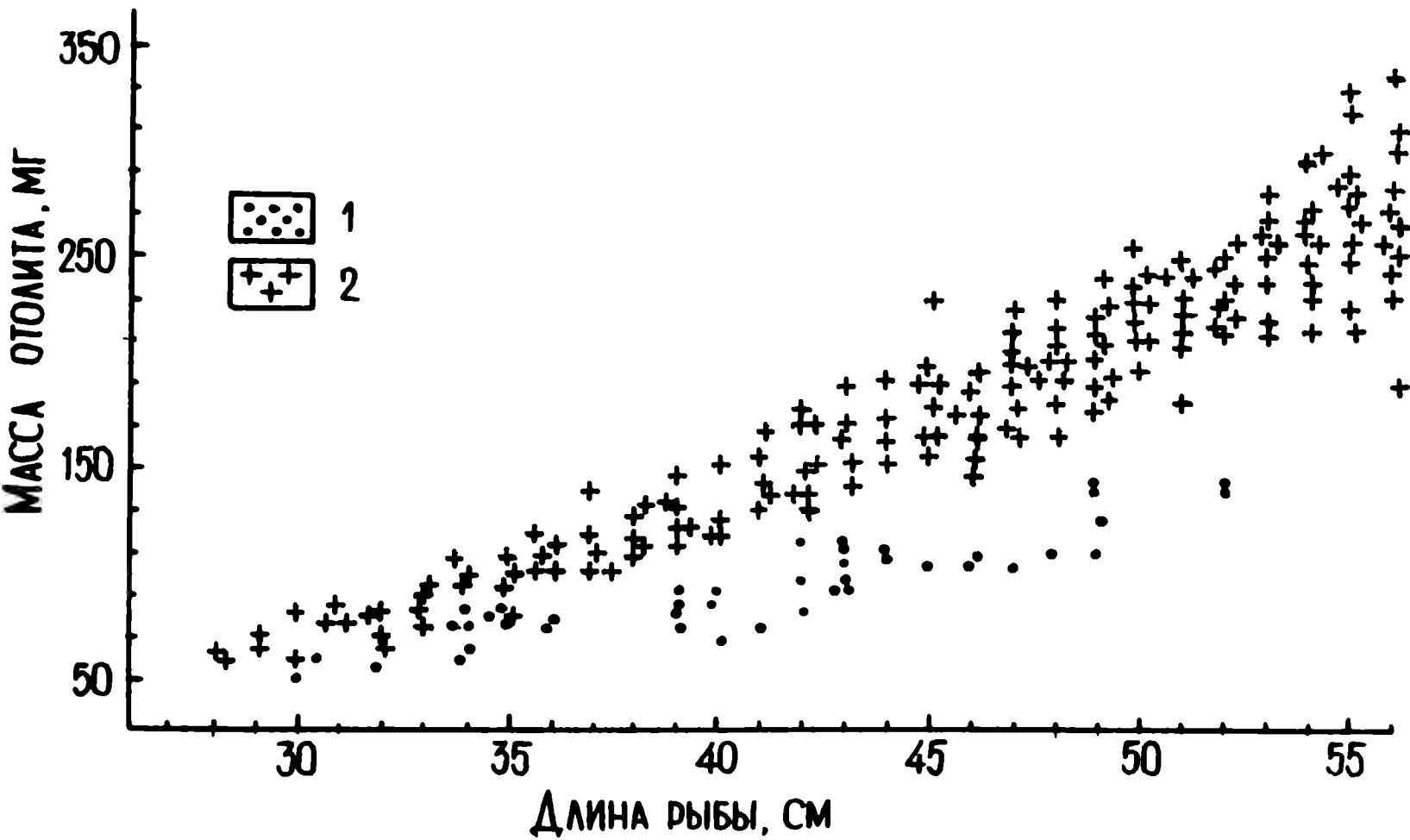


Рис. 2. Соотношение между весом отолита и длиной тела у *M. whitsoni* и *M. carinatus*:
1 — *M. whitsoni*, 2 — *M. carinatus*

ние репродуктивной биологии этих видов (Алексеева, Константинов, 1988), фиксированные ооциты дефинитивного размера у *M. whitsoni* крупнее (средний диаметр 2,4 вместо 1,8), а толщина оболочки ооцитов меньше (0,05—0,06 вместо 0,11—0,13 мм), чем у *M. carinatus*.

В антарктических водах *M. whitsoni* представлен рядом более или менее самостоятельных популяций, отличающихся друг от друга, что видно уже из самого описания вида. Это подтверждают результаты сравнительного анализа материалов из разных участков его ареала. Так, у особей от острова и хребта Кергелен чешуя

более слабая, рядов зубчиков на ней меньше, а гребни головы развиты обычно хуже, чем у экземпляров из залива Ленинградский и западной части Атлантического сектора Антарктики. Помимо этого, у кergеленских *M. whitsoni* брюшной плавник чаще начинается впереди грудного, а у западноатлантических — обычно на одной вертикали с ним. Наибольшее число лучей в 1-м спинном плавнике характерно для экземпляров из залива Ленинградский; больше всего чешуй в косом ряду между боковой линией и началом основания анального плавника (35—39) и меньше всего пилорических придатков (15—22) отмечено у *M. whitsoni* с подводной возвышенности Мод. У некоторых мелких особей от о. Петра I (северная часть моря Беллинсгаузена) межглазничное расстояние не отличается от такового у *M. carinatus* (см. рис. 1).

Распространение. Судя по имеющимся в литературе сведениям (Андряшев, 1958, 1961; Барсуков, Пермитин, 1959, 1960; Короткевич, 1964, 1967; Макушок, 1967, 1972; Пермитин, 1969, 1977; Трунов, 1985а, б; Трунов, Ломова, 1985; Regan, 1913; Waite, 1916; Norman, 1937; Томо, 1981; Hureau, 1979) и результатам просмотра материалов, собранных отечественными научно-исследовательскими и поисковыми судами в различных регионах Антарктики, *M. whitsoni* распространен на материковом склоне и у нижней границы шельфа Антарктиды (включая Антарктический полуостров), у островов Южная Георгия (включая скалы Шаг), Южные Сандвичевы, Южные Оркнейские, Южные Шетландские, Буве, Крозе, Кергелен, Хёрд, Скотта, Баллени, Петра I, на подводной возвышенности Мод и банке Банзарэ, хребтах Кергелен и Гуннерус, на отдельных подводных горах и банках на глубинах свыше 200 м (включая абиссальные) (рис. 3). Зону антарктической конвергенции можно условно принять за северную границу ареала вида. В действительности же эта граница не определяется положением упомянутой конвергенции, а зависит от предельных нижних глубин обитания *M. whitsoni*, и насколько далеко к северу он проникает вместе с антарктической придонной водной массой. Так, один из упомянутых Ригеном (Regan, 1913) экземпляров, принадлежность которого к *M. whitsoni* не вызывает сомнения, был выловлен на 48°06' ю. ш. в абиссали с глубины 3185 м *. Это указывает на возможность обнаружения *M. whitsoni* заметно севернее антарктической конвергенции.

Учитывая весьма широкий ареал вида, можно полагать, что он является наиболее массовым представителем батинально-пелагических рыб Антарктики.

* Авторы выражают признательность д-ру Дж. Суинни (G. Swinney, National Museums of Scotland) за дополнительные сведения об упомянутом экземпляре.

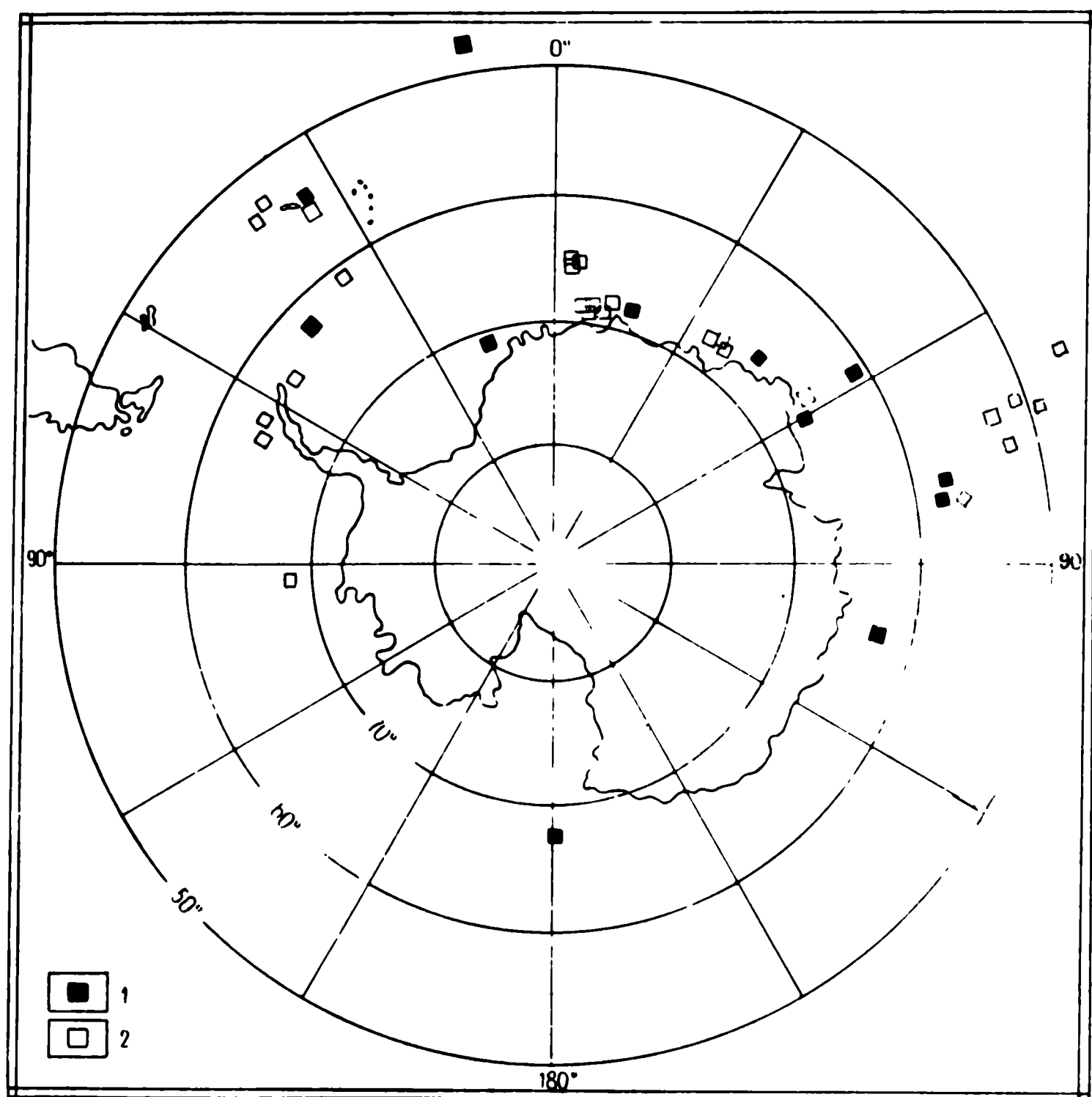


Рис. 3. Распространение *M. whitsoni* в водах Антарктики:
1 — литературные данные, 2 — наши данные

ЛИТЕРАТУРА

- Алексеева Е. И., Константинов В. В. К изучению репродуктивной биологии южного и антарктического макрurusов *Macrourus carinatus* (Günther), *M. whitsoni* (Regan) и полосатого полорыла *Coelorinchus fasciatus* (Günther) (Macrouridae) // Тез. докл. IV Всесоюзной конфер. по раннему онтогенезу рыб. Ч. I. (Мурманск, 28—30 сентября 1988 г.).— М., 1988.— С. 12—14.
- Андрияшев А. П. Список ихтиологических станций с предварительной характеристикой ловов // Тр. Комплексн. антаркт. эксп. АН СССР. Гидрол., гидрохим., геол. и биол. исслед. на д/э «Обь» 1955—1956 гг.— Л., 1958.— С. 199—204.
- Андрияшев А. П. Список ихтиологических станций с предварительной характеристикой ловов // Тр. Сов. антаркт. эксп., т. 22. Третья морская экспедиция на д/э «Обь» 1957—1958 гг. Матер. наблюдений.— Л., 1961.— С. 227—234.
- Барсуков В. В., Пермитин Ю. Е. Список ихтиологических сборов // Сов. антаркт. эксп. Вторая морская экспедиция на д/э «Обь» 1956—1957 гг. Матер. наблюдений, т. 6.— Л., 1959.— С. 379—387.
- Барсуков В. В., Пермитин Ю. Е. Ихтиологические исследования // Сов. антаркт. эксп. Вторая морская экспедиция на д/э «Обь» 1956—1957 гг. Научные результаты.— Л., 1960.— Т. 7.— С. 97—104.
- Короткевич В. С. Рыбы заливов Алашеева и Ленинградского // Информ. бюл. Сов. антаркт. эксп., № 46.— М.—Л.: Транспорт, 1964.— С. 44—47.

- Короткевич В. С. Биологические работы // Тр. Сов. антаркт. эксп., т. 51. Восьмой и девятый рейсы д/э «Обь» 1962—1964 гг. Предвар. научн. результаты и матер. наблюдений, 1967.— С. 125—140.
- Макушок В. М. Долгохвосты (сем. Macrouridae, или Coryphaenidae auct.) // Тихий океан. Биология открытого океана. Кн. 3. Рыбы открытых вод.— М.: Наука, 1967.— С. 200—227.
- Макушок В. М. Долгохвосты (Macrouridae, Pisces) Антарктики (по сборам д/э «Обь» 1956—1963 гг.) // Тр. Ин-та океанол. АН СССР.— 1972.— Т. 93.— С. 250—276.
- Пермитин Ю. Е. Новые данные о видовом составе и распределении рыб моря Скотия (Скоша) в Антарктике (сообщение второе) // Вопр. ихтиологии, 1969.— Т. 9.— Вып. 2 (55).— С. 221—239.
- Пермитин Ю. Е. Видовой состав и зоогеографический анализ фауны донных рыб моря Скотия // Вопр. ихтиологии, 1977.— Т. 17.— Вып. 5 (106).— С. 843—861.
- Трунов И. А. Ихтиофауна в районе океанических поднятий восточноатлантической части Субантарктики и Антарктики // Комплексн. изучение биопродуктивности вод Южного океана.— М., 1985а.— Т. 2.— С. 287—315.
- Трунов И. А. Состав ихтиофауны и некоторые вопросы биологии рыб шельфа и континентального склона Антарктиды (район моря Лазарева) // Комплексн. изучение биопродуктивности вод Южного океана.— М., 1985б.— Т. 2.— С. 316—324.
- Трунов И. А., Ломова С. А. Сведения по фауне и биологии рыб восточноатлантического и западноиндоокеанского секторов Южного океана.— М., 1985.— Т. 3.— С. 309—328.
- Трунов И. А., Константинов В. В. О самостоятельности видов *Macrourus carinatus* (Günther, 1878) и *M. holotrachys* Günther (Macrouridae) // Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1986.— Т. 153.— С. 125—135.
- Hureau J.-C. La faune ichthyologique du secteur Indian de l'Océan Antarctique et estimation du stock de poissons autour des îles Kerguelen // Mem. Mus. nat. Hist. natur., 1979.— Vol. 43.— P. 35—247.
- Iwamoto T. Eastern Pacific macrourids of the genus *Coelorinchus* Giorna (Pisces, Gadiformes), with description of a new species from Chile // Proc. Calif. Acad. Sci., 1978.— Ser. 4.— Vol. 41.— N 12.— P. 307—337.
- Iwamoto T. Family No 93: Macrouridae.— In: Smith M. and P. C. Heemstra (Ed.) Smith's fishes of Southern Africa // J. L. B. Smith Inst. Ichthyol. Grahamstown, 1986.— P. 330—341.
- Iwamoto T., Geistdoerfer P. Family Macrouridae // FAO Species Identification Sheets for Fishery Purposes. Southern Ocean.— Rome, 1985.— Vol. 2' FAO.— P. 288—301.
- Norman J. R. Fishes // Rep. BANZ. Antarct. Res. Exp. 1929—31, ser. B (Zoology and Botany).— Adelaide, 1937.— Vol. I.— Pt. 2.— P. 49—88.
- Regan C. T. The antarctic fishes of the Scottish National Antarctic Expedition // Trans. Roy. Soc. Edinburgh, 1913.— Vol. 49.— P. 229—292.
- Tomo A. P. Contribution al conocimiento de la fauna ictiológica del sector Antártica Argentino desde el punto de vista. Sistemático, ecológico y como recurso natural renovable // Publ. Inst. Antart. Argentino, 1981.— N 14.— P. 1—242.
- Waite E. R. Fishes. Australasian Antarctic Expedition 1911—1914 // Sci. Rept, ser C (Zoology and Botany), 1916.— Vol. 8.— Pt. 1.— P. 1—92.

ON VALIDITY OF MACROURUS WHITSONI (REGAN, 1913) (MACROURIDAE)

I. A. Trunov, V. V. Konstantinov

Summary

It is confirmed that *M. whitsoni* (Regan, 1913) is a separate species. Diagnosis and detailed description of the species from different regions of the Antarctic are given. Its differences from species *M. carinatus* (Günther, 1878) the closest to it are shown.

НОВЫЕ ДАННЫЕ ПО КАРИОЛОГИИ ТРЕХ ВИДОВ БЕЛОКРОВНЫХ РЫБ (NOTOTHENIOIDEI: CHANNICHTHYIDAE)

В. П. Природина

Зоологический институт АН СССР, Ленинград

В течение последних лет появились первые работы по кариологическому исследованию белокровных рыб (семейство Channichthyidae, подотряд Notothenioidei). Были изучены и описаны кариотипы 4 видов рыб этого семейства: *Champsocephalus gunnari* (Lönnberg), *Channichthys rhinoceratus* Richardson, *Chionodraco myersi* DeWitt, Tyler, *Chaenodraco wilsoni* Regan (Doussau de Bazignan, Ozouf-Costaz, 1985; Ozouf-Costaz, 1987). Описываемые нами хромосомные комплексы 3 других видов пополняют новыми данными кариологические исследования, способствуя дальнейшему пониманию эволюции этого уникального по физиологии дыхания семейства (Андряшев, 1986; Macdonald et al., 1987 и др.)

Материал и методика

В основу данной статьи положены материалы, собранные во время XX рейса СРТМА «Эврика» (АтлантНИРО, Калининград, 1986/87 гг.) в район моря Скотия (Антарктика). В результате проведенного цитогенетического исследования удалось описать кариотипы 3 видов белокровных рыб: *Chaenocephalus aceratus* (Lönnberg), *Chionodraco rastrispinosus* DeWitt and Hureau, *Pseudochaenichthys georgianus* Norman.

Вся экспериментальная часть была полностью завершена на борту судна и весь материал (в «сухом» виде на покровных стеклах и в фиксаторе) был доставлен в Зоологический институт АН СССР для дальнейшей его обработки. Рыб ловили донным промысловым тралом и драгой, помещали в большую емкость с проточной забортной водой. Рыб инъецировали внутримышечно 0,5% раствором колхицина, предварительно выдержав их некоторое время в аквариуме (3—5 ч) для снятия стрессового напряжения. После инъекции рыб содержали в течение 13—31 ч. У забитых рыб вырезали кусочки жабр или готовили суспензию из клеток предпочки, гипотонировали в течение 45—50 мин в 0,5% растворе хлористого калия и окончательно фиксировали в стандартной смеси

ледяной уксусной кислоты и этилового спирта (1:3). Основное внимание в эксперименте было уделено приготовлению хромосомных препаратов из клеток суспензии предпочки. Основным руководством в работе послужила методика, примененная французскими исследователями на антарктических рыбах в их модификации (Doussau de Bazignan, Ozouf-Costaz, 1985). Мазки клеток окрашивали ацетоуксусным орсеином, заключали в канадский бальзам для постоянного хранения. Подсчет числа хромосом производили в делящихся клетках на стадии метафазы. Просмотр препаратов и съемку хромосомных пластинок проводили при помощи микроскопа «Amplival» и фотографической насадки к нему при увеличении $\times 1600$. Удачным при этом оказалось применение фильтров красного цвета различной интенсивности.

Автор искренне благодарен сотрудникам лаборатории ихтиологии А. П. Андрияшеву за помощь и возможность познакомиться с некоторыми неопубликованными данными по морфологии и систематике белокровных рыб, которые существенно помогли в работе, и Е. А. Дорофеевой за критический просмотр рукописи.

Результаты

Chaenoccephalus aceratus (Lönnberg) — 1906 — крокодиловая белокровка. Южные Сандвичевы о-ва, о. Завадовского, трал 8, 7 января 1987 г., гл. 180—170 м, самец в III стадии зрелости — 1 экз.; Южн. Оркнейские о-ва, драга 19, 11 февраля 1987 г., гл. 140 м, самец в III стадии зрелости — 1 экз.

Цитогенетическое исследование проведено на 65 метафазных пластинках. Диплоидное число $2n = 48 = 4m + 44a$. Число хромосомных плеч (NF) равно 52 (рис. 1, *вклейка*). Хромосомы мелкие, 1—2 мкм. Две пары метацентрических хромосом резко разнятся по размеру: 1-я пара всегда больше 2-й в 1,5 раза. В ряду одноплечих элементов 23 и 24-я пары обычно в 2 раза меньше 2-й пары двуплечих; только у этого вида 2-я (мелкая) пара метацентриков лишь в 1,2 раза меньше 1-й (крупной) метацентрической пары.

Chionodraco rastrospinosus DeWitt et Hureau — колючая белокровка. Южные Оркнейские о-ва, трал 108, 21 марта 1987 г., гл. 315—286 м, самец во II стадии зрелости — 2 экз.

Проанализированы 65 метафазных пластинок, $2n = 48 = 4m + 44a$, $NF = 52$ (рис. 2, *вклейка*). Хромосомы мелкие, 1—2,5 мкм. Хромосомный комплекс состоит из 2 пар метацентрических и 22 пар акроцентрических. Первая крупная пара метацентриков в 2 раза превышает по размеру следующую за ней пару двуплечих и последнюю акроцентрическую, которая почти равна 2-й метацентрической.

Pseudochaenichthys georgianus Norman — темная белокровка. о. Южная Георгия, Скалы Кларк, трал 100, 3 марта 1987 г., гл. 221—205 м — 3 экз.

Исследованы 60 метафазных пластинок в клетках предпочки: $2n = 48 = 2m + 8sm + 2st + 36a$, $NF = 60$ (рис. 3, вклейка). Хромосомы мелкие, 1—2,5 мкм. В группе двуплечих хромосом — 6 пар, из них: 2 пары — метацентрические (крупная и мелкая), 3 пары — субмета- и 1 пара (4-я в ряду) — субтелоцентрическая. В группе одноплечих элементов 18 пар, причем 1-я пара в ряду равна 1-й паре метацентрических хромосом. Последняя акроцентрическая пара немного меньше 2-й метацентрической.

Обсуждение

При сравнении полученных нами данных с результатами французских авторов (Doussau de Bazignan, Ozouf-Costaz, 1985; Ozouf-Costaz, 1987) (таблица) прежде всего обращает на себя внимание, что все без исключения виды имеют одинаковое число $2n = 48$, а отмеченные различия касаются лишь морфологии хромосом — $NF = 50—60$. Увеличение плеч наблюдалось за счет наличия в кариотипах видов двуплечих хромосом (отметим, что в счет числа плеч были включены и плечи субтелоцентрических пар хромосом у видов *Ch. rhinoceratus* и *Ps. georgianus*). Отмеченное число метацентрических хромосом довольно низкое — 2—4, чуть выше оно у субметацентриков — 2—4—6. В противовес этому число акроцентриков относительно высокое и возрастает в связи с уменьшением числа двуплечих хромосом: 36—38—42—44—46.

Наименее кариотипически продвинутым среди белокровных рыб отмечаем *Ch. gunnari*, имеющую наибольшее среди всех исследованных белокровных видов число акроцентрических хромосом (46). К наиболее кариотипически продвинутым можно отнести кариотипы *Ch. wilsoni* и *Ps. georgianus* за счет увеличения в них числа двуплечих хромосом ($NF = 58—60$). Степень продвинутости кариотипов этих 2 видов очень сходна: незначительные различия касаются присутствия только пары субтелоцентрических хромосом в кариотипе *Ps. georgianus*.

Сводные данные по хромосомным комплексам видов семейства Channichthyidae

Виды	2n	NF	m	sm	st	a	Ссылка
<i>Champscephalus gunnari</i>	48	50*	2	—	—	46	1
<i>Chaenoccephalus aceratus</i>	48	52	4	—	—	44	2
<i>Chionodraco rastrispinosus</i>	48	52	4	*	—	44	2
<i>Ch. myersi</i>	48	54*	4	2	—	42	3
<i>Channichthys rhinoceratus</i>	48	54*	2	2	2	42	1
<i>Chaenodraco wilsoni</i>	48	58*	4	6	—	38	3
<i>Pseudochaenichthys georgianus</i>	48	60	4	6	2	36	2

* Подсчет числа плеч (NF) сделан автором данной статьи, 1 — Doussau de Bazignan, Ozouf-Costaz, 1985; 2 — наши данные; 3 — Ozouf-Costaz, 1987.

Промежуточное положение занимают кариотипы 4 видов хэннихтиид: *Ch. aceratus*, *Ch. rastrospinosus*, *Ch. myersi*, *Ch. rhinoceros*; морфологическое сходство хромосом которых очевидно, а различия в числе акроцентрических хромосом незначительны. Кариотипически представители этой группы более продвинуты, чем *Ch. gunnari*, но менее, чем кариологически объединенная группа *Ch. wilsoni* и *Ps. georgianus*. Что же касается хромосомных наборов 2 видов рода *Chionodraco*, то различия между ними незначительны.

Комплексы 48-хромосомных белокровных рыб показывают кариотипическое единообразие и базисный кариотип данного семейства, и хотя сами кариотипы имеют очевидное сходство, их параметры все же позволяют оценить их видовое кариотипическое положение. Высокое для подотряда *Notothenioidei* $2n = 48$ дает основание отнести их к выделенной группе «многохромосомных» видов, куда уже предварительно из семейства *Channichthyidae* были включены *Ch. gunnari* и *Ch. rhinoceros* (Природина, 1986), а теперь еще 5 дополнительно изученных видов.

Говоря об эволюционных преобразованиях, происходящих в семействе белокровных рыб, можно принять, что кариоэволюция шла по пути перичентрических инверсий, сохраняя неизменным $2n = 48$. В работе Корта и Фитцимонса (Korth, Fitzimons, 1987) по кариологии американских видов атериновых рыб, авторы объясняют появление в кариотипе двуплечих элементов (при $2n = 48$, 14 видов) через перичентрические инверсии, затрагивающие морфологию одной хромосомы.

Систематика семейства белокровных рыб в настоящее время довольно хорошо разработана благодаря не только внешнеморфологическим (Norman, 1938; Андрияшев, 1960; Андрияшев и Неелов 1978), но и остеологическим исследованиям (Iwami, 1985). К этому теперь следует добавить и кариологические характеристики 7 видов, принадлежащих к 6 родам.

Еще Норман (Norman, 1938) в своей классической работе разделил все известные тогда рода семейства на две основные группы, что нашло отражение в таблице для определения родов. По данным А. П. Андрияшева (личн. сообщ.), все роды семейства хэннихтиид соответственно подразделяются на две основные группы по строению брюшных плавников:

1) брюшной плавник обычного строения, широкий; его первый нечленистый луч соединен с первым ветвистым лучом более или менее развитой кожной складкой; наибольший луч средний (3-й или 3—5-й). Роды *Champsocerphalus*, *Pseudochaenichthys*, *Dacodraco*, *Neorapgetopsis*, а также несколько отличный кергеленский род *Chaenichthys* * (окостенение боковой линии, отличия в строении плечевого пояса);

* См. Norman, 1938.

2) брюшной плавник узкий; его первый нечленистый луч плотно прилежит к первому ветвистому лучу, наибольшие лучи 2-й и 1-й ветвистые. Роды: *Chaenocerphalus*, *Chionobathyscus*, *Cryodrasco*, *Chionodrasco*, *Chaenodrasco*. Некоторое усложнение морфологической организации (например, образование третьей (анальной) боковой линии, редукция жаберных тычинок) происходит в обеих группах независимо как эволюционный параллелизм.

В соответствии с таким подразделением родов по фенотипу следует рассматривать продвинутость их кариотипа отдельно в каждой из двух групп, но при этом учитывать географическую обособленность *Channichthys*. В I группе известны кариотипы видов 3 родов: *Ch. gunnari* ($NF = 50$); *Ps. georgianus* ($NF = 60$); *Channichthys* ($NF = 54$). Род *Channichthys*, как сказано выше, надо характеризовать отдельно от остальных родов этой группы. Хромосомный набор *Ch. gunnari* является наиболее примитивным, а таковой *Ps. georgianus*, напротив, определяется как наиболее продвинутый.

Во II группе описаны хромосомные комплексы также 3 родов (но 4 видов). Строение кариотипа свидетельствует о постепенном увеличении числа плеч хромосом в его наборе от *Chaenocerphalus* ($NF = 52$), *Chionodrasco* ($NF = 52—54$) до *Chaenodrasco* ($NF = 58$). По этим показаниям наиболее примитивен кариотип *Chaenocerphalus*, более продвинутый у *Chionodrasco*, а *Chaenodrasco* можно назвать наиболее кариологически продвинутым среди родов этой группы. Расположение родов внутри каждой отдельной группы (Norman, 1938) по морфологии оказалось хорошо согласованным с кариологическими данными и с относительно вероятной эволюцией каждой группы видов.

Что же касается основательного морфологического исследования Ивами (Iwami, 1985), обобщенного в его дендрограмме, то имеющиеся кариологические данные недостаточны, чтобы обсуждать такой детальный разбор плезиоморфных и апоморфных признаков.

Во многих работах как отечественных, так и зарубежных авторов (Воронцов, 1966; Оно, 1973; LeGrande, 1975; LeGrande, Fitzimons, 1976; Кирпичников, 1979 и др.) принято считать, что виды, имеющие число хромосом $2n = 48$ и содержащие в кариотипе преобладающее число одноплечих элементов, могут рассматриваться как примитивные. Это положение можно применить и к данному семейству: оно, по-видимому, является наиболее молодым в филогенетическом древе нототениоидных рыб, но в то же время представлено достаточно специализированной группой белокровных рыб (Regan, 1914; Андрияшев, 1964, 1986; Iwami, 1985).

Таким образом, исследование кариотипов представителей белокровных рыб показало, что 1) устойчивый кариотип $2n = 48$ наиболее стабилен среди других нототеноидных семейств (Nototheniidae, $2n = 22—48$; Bathydraconidae, $2n = 36$ (1 вид), Bovichthyidae, $2n = 48—50$ (1 вид) (Природина, 1984, 1986; Природина

и Неелов, 1984; Doussau de Bazignan, Ozouf-Costaz, 1985; Ozouf-Costaz, 1987; Ozouf-Costaz, Doussau de Bazignan, 1987; Phan et al., 1987); 2) такое единообразие кариотипа говорит о довольно консервативном механизме эволюции кариотипов в семействе, о чем несомненно свидетельствуют и немногочисленные перестройки в геномах; 3) эволюционные преобразования идут, по-видимому, по пути перичентрических инверсий; 4) стабильность кариотипа и его примитивное состояние говорят либо об эволюционной молодости семейства, либо кариологический процесс хромосомных перестроек у этих рыб идет сравнительно медленно.

ЛИТЕРАТУРА

- Андрияшев А. П. О нахождении у берегов Антарктиды редкого вида рыб из семейства белокровных щук (*Chaenichthyidae*) // *Вопр. ихтиологии*, 1960.— Т. 14.— С. 18—21.
- Андрияшев А. П. Обзор фауны рыб Антарктики // *Исслед. фауны морей*, 1964.— Вып. II (X).— С. 335—386.
- Андрияшев А. П. Общий обзор фауны рыб Антарктики // *Тр. Зоол. ин-та АН СССР*, 1986.— Т. 153.— С. 9—45.
- Андрияшев А. П., Неелов А. В. Новая белокровная рыба (*Chionobathyscus dewitti* gen. et sp. n.) с батинальных глубин Восточной Антарктиды. Морфология и систематика рыб.— Л.: Изд. Зоол. ин-та АН СССР, 1978.— С. 5—12.
- Воронцов Н. Н. Эволюция кариотипа // *Руководство по цитологии*.— М.—Л.: Наука, 1966.— Т. 2.— С. 359—389.
- Кирпичников В. С. Генетические основы селекции рыб.— Л.: Наука, 1979.— 391 с.
- Природина В. П. Кариотипы трех видов нототениевых рыб // *Биология моря*, 1984.— № 3.— С. 74—76.
- Природина В. П. Кариотип бычковидного щекорога *Cottoperca gobio* Steindachner (*Bovichthyidae*, *Notothenioidae*) в сравнении с кариотипами других нототеноидных рыб // *Тр. Зоол. ин-та АН СССР*, 1986.— Т. 153.— С. 67—71.
- Природина В. П., Неелов А. В. Хромосомные наборы двух видов рыб рода *Notothenia* s. str. (сем. *Nototheniidae*) из Западной Антарктики // *Тр. Зоол. ин-та АН СССР*, 1984.— Т. 127.— С. 32—37.
- Doussau de Bazignan M., Ozouf-Costaz C. Une technique rapide d'analyse chromosomique appliqué a sept especes de poissons Antarctique // *Cybiu*, 1985.— Vol. 9.— N 1.— P. 57—74.
- Iwami T. Osteology and relationships of the family Channichthyidae // *Mem. Natl. Inst. Polar Res. (Serie E)*, 1985.— N 36.— 69 pp.
- Korth J. W., Fitzimons J. Karyology of three species of Eastern North American atherinid fishes // *Copeia*, 1987.— N 2.— P. 505—509.
- LeGrande W. H. Karyology of six species of Louisiana flatfishes (*Pleuronectiformes*: *Osteichthyes*) // *Copeia*, 1975.— P. 516—522.
- LeGrande W. H., Fitzimons J. Karyology of the mullets *Mugil curema* and *M. cephalus* (*Perciformes*: *Mugilidae*) from Louisiana // *Copeia*, 1976.— P. 388—391.
- Macdonald J. A., Montgomery J. C., Wells R. M. G. Comparative physiology of Antarctic fishes // *Ant. Fish Physiol.*, Acad. Press Inc. (London) Ltd., 1987.— P. 321—388.
- Ozouf-Costaz C., Doussau de Bazignan M. Chromosome relationships among 15 species of the *Nototheniidae* // *Proc. V Congress Europ. Ichthyol. Stockholm*, 1985. *Swed. Dep. Vertebrate Zool.*, *Swed. Nat. Hist. M.*, Stockholm; 1987.— P. 413—419.
- Ozouf-Costaz C. Karyotypes of *Chaenodraco wilsoni* and *Chionodraco myersi* (*Channichthyidae*) from Prydz Bay, Antarctica // *Copeia*, 1987.— N 2.— P. 503—505.

- Phan V. N., Gomes V., Suzuki H., Passos M. J. A. C. R.* Karyotypes of two Antarctic fishes, *Notothenia gibberifrons* and *Notothenia corriceps neglecta* // Japan. Journ. Ichthyol., 1987.— Vol. 33.— N 4.— P. 384—387.
- Norman J. R.* Coast fishes. Part. III. The Antarctic zone // Discovery Rep., 1938.— Vol. 18.— 104 p.
- Regan C. T.* Fishes // Brit. Antarct. ("Terra Nova") Exp. 1910. Nat. Hist. Rep. Zool., 1914.— Vol. 1.— P. 1—54.

**NEW KARYOLOGICAL DATA ON THREE SPECIES
OF THE WHITE-BLOODED FISHES
(NOTOTHENIOIDEI: CHANNICHTHYIDAE)**

V. P. Prirodina

Summary

New karyological data on three species of the white-blooded fishes of the family Channichthyidae are described: *Chaenocephalus aceratus* (Lönnberg), ($2n = 48$, $NF = 52$), *Chionodraco rastrispinosus* DeWitt et Hureau ($2n = 48$, $NF = 52$) and *Pseudochaenichthys georgianus* Norman ($2n = 48$, $NF = 60$).

Our and literature data (4 species) show that all species (7) of the family of the white-blooded fishes have a stable multichromosome karyotype with $2n = 48$ and $NF = 50—60$. Such a uniformity suggests a relatively conservative mechanism of the evolution of karyotypes in the family Channichthyidae (see also Ozouf-Costaz, 1987) and supports karyologically its monophyletic origin. The character of the karyotypes allows us to discuss the problem of relationships and parallelisms in groups of the genera of the white-blooded fishes.

ВЕРХНЕМИОЦЕНОВЫЕ МОРСКИЕ ОКУНИ (SEBASTINAE, SCORPAENIDAE) КАЛИФОРНИИ

В. В. Барсуков

Зоологический институт АН СССР, Ленинград

Согласно гипотезе, выдвинутой на основании изучения современных видов морских окуней, их предковые виды, если делились на дочерние, то довольно синхронно в разных районах Мирового океана и в разных филогенетических ветвях. В течение одного цикла (а всего таких циклов в филогенетической истории подсемейства насчитывалось 7) из одного предкового вида возникало не более двух дочерних, которые отличались друг от друга, в частности, своим распределением по глубинам. При этом вид, оказавшийся на промежуточных глубинах, чаще всего приобретал наибольшие приспособления к обитанию в толще воды, к отрыву от дна, по сравнению с видами, обитавшими на крайних глубинах — наименьшей и наибольшей (Барсуков, 1981).

Для проверки подобных филогенетических схем палеонтологические свидетельства просто неоценимы. Если не считать 3 экз. *Sebastodes kanezawai* Niino, 1951 из третичных отложений Японии, точнее не датированных, то единственные ископаемые остатки, которые можно без всяких сомнений отнести к Sebastinae — это отпечатки 25 особей стандартной длиной 14—45 см из верхнего миоцена Калифорнии. Из них 23 отпечатка извлечены из карьеров неподалеку от поселка Ломпок в округе Санта-Барбара и 2 — из карьеров в каньоне Сепульведа в горах Санта-Моника.

Эти отпечатки были изучены Д. С. Джорданом и Д. З. Гильбертом, а позднее — и тщательнее — Л. С. Дэвидом (David, 1943) (рис. 1, 2, *вклейка*), однако в своих статьях ни один из этих авторов не проводил конкретного сравнения скелета ископаемых особей со скелетом современных видов морских окуней.

Как справедливо указал Л. С. Дэвид, чтобы уточнить определение ископаемых остатков, необходима ревизия современных представителей многих из найденных в верхнем миоцене семейств. Разработка системы современных Sebastinae со времен Дэвида сильно продвинулась, что дает основания для очередной ревизии систематического положения ископаемых представителей подсемейства. Рентгеноснимки, сделанные с особей почти всех современных видов морских окуней, и выявленные на их основании

соотношения между пропорциями скелета и всего тела (Барсуков, 1987, 1988) дали такие материалы для сравнения, каких не было ни у Дэвида, ни тем более у Джордана и Гильберта.

Необходимым условием ревизии предстала работа непосредственно с отпечатками. Она стала возможной после того, как директор по науке Калифорнийской академии наук др. У. Н. Ешмайер пригласил меня поработать у них, там я смог исследовать 17 хранящихся в Отделении геологии отпечатков (все — из карьера близ пос. Ломпок), т. е. 2/3 всех отпечатков, известных Дэвиду.

Пользуюсь случаем выразить свою глубокую признательность д-ру Уильяму Ешмайеру, заведующему отделением геологии Петеру Родда и его сотрудникам, создавшим мне все условия для успешной работы, а также Томио Ивамото и Сусанне Мидлтон, приславшим отличные фотографии типовых экземпляров.

О НАДВИДОВОМ СТАТУСЕ ИСКОПАЕМЫХ SEBASTINAE

Породы, в которых заключены отпечатки морских окуней, не считая таковых в каньоне Сепульведа, состоят из остатков диатомей. Эти породы довольно рыхлые и не сохраняют микроскопических деталей строения, нередко не прорабатываются и макроскопические детали. Кости головы, накладывающиеся друг на друга, как правило, видны плохо (Jordan, Gilbert, David, l. c.).

По этой причине нелегко решить очень важный для системы Sebastinae вопрос: действительно ли, как это утверждает Дэвид, подглазничная опора (вырост 2-й подглазничной кости) сочленялась у ископаемых видов с предкрышечной костью, или задний конец опоры и предкрышечная кость были просто надвинуты друг на друга — для этого достаточно лишь легкого смещения названных костей. Из доступного мне материала подглазничная опора ясно отпечатавалась лишь у экземпляра CAS 55542. На этом отпечатке прекрасно виден ее заостренный задний конец. Среди всех современных скорпеновых рыб приостренная опора свойственна лишь под родам *Sebastodes* и *Sebastes* рода *Sebastes*, и при такой ее форме опора никогда не прикрепляется к предкрышечной кости.

Джордан, Гильберг и Дэвид насчитывали у всех ископаемых особей Sebastinae $10 + 15 = 25$ позвонков. Ныне в подсемействе Sebastinae таким числом позвонков обладают лишь *Helicolenus* spp и *Sebastes* (*Sebastiscus* spp.); оба таксона у тихоокеанских берегов Северной Америки не встречаются, по крайней мере, в наши дни.

Первые позвонки у ископаемых особей всегда прикрыты жаберными крышками и поэтому видны неясно. Однако обычно хорошо видны интерневралии колючек спинного плавника и невральные отростки, между которыми внедряются интерневралии. У всех современных Sebastinae комплексная интерневралия 1 и 2-й колючек вместе с интерневралией 3-й колючки внедряется между невральными отростками 2 и 3-го позвонков. Нет оснований считать, что у ископаемых рыб это были 1 и 2-й, а не 2 и 3-й позвонки,

поскольку по форме и размерам отростков и внедряющихся между ними интерневралий (двух сразу, как указанные выше, или по одной, как интерневралии всех других колючек) ископаемые виды ничем не отличаются от современных. В таком случае у ископаемых морских окуней позади интерневралии 3-й колючки располагается отросток 3-го позвонка. Именно на этом позвонке впервые появляются нижние ребра, как и у всех современных видов.

Поскольку этот позвонок 3-й, то у всех верхнемиоценовых морских окуней Калифорнии, до сих пор известных, насчитывается не $10 + 15 = 25$, а $11 + 15 = 26$ позвонков. Это число типично и поныне для большинства видов из подродов *Sebastodes* и *Sebastes* рода *Sebastes*.

У всех современных *Sebastinae*, как и у других *Scorpaenidae*, плоские, кинжаловидные проксимальные птеригиофоры интерневралий и интергемалий снабжены утолщенным центральным гребнем, который начинается на верхнем краю птеригиофора под основанием колючки и тянется до его приостренного конца. На многих ископаемых отпечатках у проксимальных птеригиофоров виден лишь центральный гребень. Иногда (CAS 55532' CAS 55621) у части птеригиофоров замечен лишь он, тогда как остальные птеригиофоры отпечатались полностью. Вряд ли может возникнуть сомнение в том, что птеригиофоры, представленные лишь центральным гребнем, не что иное, как артефакт, смутивший, однако, Джордана, Гильберта и Дэвида (*l. c.*).

Джордан и Гильберт (Jordan, Gilbert, 1920) разделили морских окуней, представленных на отпечатках, на 3 монотипических рода, обособленных от современных родов — *Rixator*, *Sebastoësus* и *Sebastinus*. Основанием для такого деления, помимо упомянутых выше различий в сохранности проксимальных птеригиофоров интерневралий, послужили различия в расположении анального плавника относительно спинного, в относительных длинах 2 и 3-й колючек анального плавника, а также комплексной интергемалии 1 и 2-й его колючек. Все эти различия не выходят за пределы аналогичных различий между современными видами рода *Sebastes*, поэтому вполне логично Дэвид (David, 1943) снизил статус названных таксонов, введя их в качестве подродов в современный род *Sebastodes* Gill., который к этому времени уже начал рассматриваться как подрод рода *Sebastes* Cuvier (Matsubara, 1943 и др.).

Как показала проведенная мной ревизия остатков верхнемиоценовых *Sebastinae* Калифорнии, они принадлежат не 3, а, по крайней мере, 8 видам, каждый из которых близок к вполне определенному современному виду или к группе видов, очень близких между собой. Различия между верхнемиоценовыми и современными видами не достигают и подродового уровня.

ОПРЕДЕЛИТЕЛЬНАЯ ТАБЛИЦА ДЛЯ ВЕРХНЕМИОЦЕНОВЫХ ВИДОВ МОРСКИХ ОКУНЕЙ ПО ОТПЕЧАТКАМ ИЗ СКЕЛЕТА

- 1 (6) Однолучевых интерневралий мягких лучей — 12, однолучевых интергемалий мягких лучей — обычно 6.
- 2 (3) Интергемалия 3-й колючки обычно внедряется между 2-м и 3-м гемальными отростками (13 и 14-го позвонков). Длина самого длинного невральнотго отростка туловищной части позвоночника — больше 20%, длина комплексной интергемалии 1—2-й колючек — больше 45% длины хвостовой части позвоночника *S. porteousi*
- 3 (2) Интергемалия 3-й колючки внедряется между 1-м и 2-м гемальными отростками (12 и 13-го позвонков). Длина самого длинного невральнотго отростка — менее 20%, длина комплексной интергемалии — меньше 45% длины хвостовой части позвоночника.
- 4 (5) Вторая колючка анального плавника выдается далее вершины 3-й колючки, ее длина — более 30% длины хвостовой части позвоночника. Длина комплексной интергемалии 1—2-й колючек — больше 37%, интергемалии 3-й колючки — более 27% длины хвостовой части позвоночника *S. ineziae*
- 5 (4) Третья колючка анального плавника выдается далее вершины 2-й колючки, длина 2-й колючки — менее 30% длины хвостовой части позвоночника; длина комплексной интергемалии — менее 37%, интергемалии 3-й колючки — менее 27% длины хвостовой части позвоночника *S. thermophilus*
- 6 (1) Однолучевых интерневралий мягких лучей 13 или 14. Однолучевых интергемалий мягких лучей — 7 или 8, реже 6.
- 7 (12) Вторая колючка анального плавника короче 3-й колючки.
- 8 (11) Расстояние между вершинами остистых отростков предпоследнего (24-го) позвонка — меньше 20%, длина комплексной интерневральной 1—2-й колючек — меньше 37% длины хвостовой части позвоночника.
- 9 (10) Диаметр орбиты — более 25%, самая длинная колючка спинного плавника — более 32% длины хвостовой части позвоночника. Комплексная интергемалия достигает уровня концов парапофизов последнего туловищного позвонка *S. velox*
- 10 (9) Диаметр орбиты — менее 25%, самая длинная колючка спинного плавника — менее 32% длины хвостовой части позвоночника. Комплексная интергемалия не достигает уровня концов парапофизов последнего туловищного позвонка *S. apostates*
- 11 (8) Расстояние между вершинами остистых отростков предпоследнего позвонка — больше 20%, длина комплексной интергемалии 1—2-й колючек — больше 37% длины хвостовой части позвоночника *S. davidi*
- 12 (7) Вторая колючка анального плавника длиннее 3-й колючки.
- 13 (14) Длина рыла — больше 25%, длина 2-й колючки анального плавника — меньше 36% хвостовой части позвоночника *S. longirostris*
- 14 (13) Длина рыла — меньше 25%, длина 2-й колючки анального плавника — больше 36% хвостовой части позвоночника *S. defunctus*

Ветвь SM(D) * подрода *Sebastodes*

Sebastes ineziae (Jordan et Gilbert) (рис. 3, А, Б)

Rixator ineziae Jordan et Gilbert, 1920: 33—34, pls XXII, XXIII, fig 2 (частью: голотип № 145В и № 243)

* S — вид мелководный, M — промежуточный, D — глубоководный в тройке видов, возникшей в одном и том же цикле. Предковая линия указана с 3-го по 5-й циклы (1-й и 2-й циклы занимают предки родов и подродов). Буква заключена в скобки в тех случаях, когда для надлежащей характеристики предкового вида набор современных видов недостаточен (Барсуков, 1981).

Sebastinus ineziae Jordan, 1921: 287—288' pl. 54 (частью: Nos. 145 B и 243).
Sebastes (Sebastinus) ineziae David, 1943: 158—160 [частью Nos. 60 (=145 B) и 62 (=243)].

? *Sebastes (Sebastinus) ineziae* David, 1943: 158—159, pl. 16, fig 1 (частью: экз. из карьеров близ Ломпок, собственность John's Manville Company).

М а т е р и а л: голотип, CAS * 55577 (=145 B Джордана, =60 Дэвида), SL ** (203); паратип CAS 55481 (=243, =62), SL (131).

Д и а г н о з. D XIII 13, A III 7 (может быть иногда 8?), P ~ 18. Комплексная интергемалия 1-й и 2-й колючек подходит к концам парапофизов последнего туловищного позвонка или немного их не достигает; ее длина — 39—41% длины хвостовой части позвоночника. Интергемалия 3-й колючки внедряется между 1 и 2-м гемальными отростками. Длина самого длинного невральнго отростка туловищной части позвоночника — 17—18% длины хвостовой его части, гемального отростка 25-го позвонка — 13—14%. Вторая колючка анального плавника выдается далее вершины 3-й колючки.

О п и с а н и е. Оба отпечатка, относящиеся к *S. ineziae* — не полные, без головы и передних позвонков, а у голотипа и колючки спинного плавника представлены неполностью. Однако в остальном строение позвоночника и скелета плавников — типичное для подрода *Sebastes*. Оба экземпляра особенно близки друг к другу и обнаруживают отличия от других отпечатков, указанные в определительной таблице и диагнозе.

У голотипа очень хорошо видны все лучи анального плавника (исключая их концы), в том числе последний, двойной луч, его видоизмененная, округлая и лишенная центрального гребня интергемалия, а также расширенный промежуточный птеригиофор последней однолучевой интергемалии.

В скелете хвостового плавника у паратипа обнаруживается аномалия, которая встречается и у современных видов *Sebastinae*, причем чаще, чем другие аномалии — у 2,3% исследованных особей (2041) и у 18% исследованных видов (106); однако ни у одного из них она не становится нормальной чертой строения. На широком коротком невральном отростке, типичном для соседнего с уростилем позвонка, здесь сидит длинный отросток, характерный для впереди лежащего позвонка, тогда как на этом последнем отросток такой же короткий, как на позвонке, расположенном впереди него.

Другие признаки см. в табл. 1.

Отпечаток, фотография которого приведена Дэвидом (David, 1943, pl. 16, fig. 1) — полный, с головой, но видеть его в оригинале мне не пришлось, и поэтому отнести этот экземпляр к *S. ineziae* s. str. я могу лишь предположительно.

* CAS — принятое сокращение для коллекций Калифорнийской академии наук.

** SL — стандартная длина рыбы в мм. В тексте все измерения, полученные не прямо с объекта, а путем косвенных расчетов, заключены в скобки.

С р а в н и т е л ь н ы е з а м е ч а н и я. *S. ineziae* наиболее близок из верхнемиоценовых видов к *S. defunctus* (рис. 3, В), а из современных — к *S. semicinctus* (см. табл. 1) (рис. 3, Г) — единственному современному представителю ветви SM.

Максимальная стандартная длина *S. semicinctus* — около 21 см, абсолютная длина — 10 дюймов (Phillips, 1957).

У *S. semicinctus* внешнеморфологические признаки приведены по 21 экз., остеологические — по 2; у *S. serranoides* (табл. 2) — это 9 и 2 экз. соответственно; *S. flavidus* — 15 и 1; *S. melanops* — 17 и 5; *S. mystinus* — 13 и 4; *S. entomelas* — 15 и 4; *S. brevispinis* — 41 и 3; *S. macdonaldi*, SL 100—200 мм (табл. 3) — 30 и 2; SL — 200—400 мм — 14 и 2; *S. jordani* (табл. 4) — 18 и 4; *S. goodei* — 19 и 3; *S. gilli* (табл. 5) — 9 и 2.

Sebastes (Sebastodes) defunctus sp. n.

Sebastinus ineziae ineziae (non Jordan et Gilbert) Jordan, 1925: 38, pl. 19 (частью: No 549).

Sebastodes (Sebastinus) ineziae (non Jordan et Gilbert) David, 1943: 158' fig. 34a (частью: Nos 64, 65).

М а т е р и а л: голотип, CAS 555542 (=549, =64), SL (201): паратип CAS 55491 (=65), SL (214).

Д и а г н о з. D XIII 14, A III 8. Комплексная интергемалия 1—2-й колючек подходит к концам парапофизов последнего туловищного позвонка, или немного выше их концов; ее длина — 39—48% длины хвостовой части позвоночника. Интергемалия 3-й колючки внедряется между 1-м и 2-м гемальными отростками. Длина самого длинного невральнго отростка туловищной части позвоночника — 19—20% длины хвостовой части, гемального отростка 25-го позвонка — 15—18%.

О п и с а н и е. У голотипа хорошо видна форма подглазничной опоры (см. выше), в скелете хвостового плавника — все три эпуралии, передний конец уроневралии и малая гипуралия; видно, что гипаксиальная гипуралия состоит из 2 частей, верхней и нижней. В хвостовом плавнике насчитывается около 35 лучей: часть мелких краевых лучей не отпечатались ни на дорзальной, ни на вентральной стороне плавника. Видны 3 верхних преоперкулярных шипа — 1,0 (верхний, закругленный), 2,0 и 2,3% SL; 2 более мелких нижних не отпечатались.

У паратипа верхние преоперкулярные шипы — сходной длины; нижние — вне куска породы с отпечатком. Очень хорошо отпечатались видоизмененная (округлая, лишенная центрального гребня) интерневралия последнего, двойного мягкого луча.

Подробнее см. табл. 1.

С р а в н и т е л ь н ы е з а м е ч а н и я. *S. defunctus* — вид с бо́льшей высотой тела, бо́льшим хвостовым плавником, чем *S. ineziae* (см. рис. 3), особенно хорошо отличается от этого вида бо́льшим числом лучей в спинном и анальном плавниках. Хотя у любого из современных видов морских окуней встречаются особи

с числом лучей в том или другом из плавников больше модального, частота таких отклонений обычно невелика (у *S. semicinctus*, например, они не достигают и 10% общего числа особей), еще много реже такие отклонения случаются сразу в обоих плавниках.

Различие между *S. ineziae* и *S. defunctus* в числе лучей грудного плавника, необычно большое для таких близких видов, может оказаться артефактом. Когда рыба начинает разлагаться, самые нижние из нижних неветвистых лучей этого плавника нередко расщепляются вдоль; в вертикальной плоскости и половинки эти расходятся, так что каждую из них нетрудно посчитать за отдельный луч. У верхнемиоценовых рыб все это могло происходить точно так же, как и у современных, а поэтому к подсчетам числа лучей в грудном плавнике приходится относиться с большой осторожностью.

Из двух очень близких видов, *S. ineziae* и *S. defunctus*, предком современного *S. semicinctus*, скорее всего, следует считать *S. ineziae*, обладавшим тем же числом лучей в спинном, анальном, а возможно, и грудном плавнике. За прошедшие миллионы лет вид изменился не столь уж сильно, насколько можно судить по отпечаткам: у *S. semicinctus* увеличилась наибольшая высота тела, а наименьшая не изменилась или даже несколько уменьшилась; уменьшились относительные размеры хвостового и анального плавников; 2-я колючка анального плавника начала выдаваться дальше 3-й еще заметнее; комплексная интергемалия удлинилась и верхний ее конец, пройдя между парапофизами последнего туловищного позвонка, стал выступать перед ними; номера интерневралий мягких лучей, внедряющихся между невральными отростками в одиночку, оказались сдвинутыми несколько вперед, но интерневралия переднего мягкого луча перестала внедряться вместе с интерневралией последней колючки или, по крайней мере, частота такого внедрения резко снизилась; увеличилась относительная длина самого длинного неврального отростка туловищного, а особенно хвостового отдела позвоночника, а также расстояние между концами остистых отростков 13, 14, 23-го, но не 24-го позвонка — последнее уменьшилось в связи с уменьшением размеров хвостового плавника.

У всех современных видов ветви *S* надглазничные шипы отсутствуют, а у всех видов ветви *D* — имеются, как и у некоторых видов ветви *M*. У большинства же видов ветви *M* бо́льшая часть шипов, сидящих на неврокраниуме, редуцируется вообще. К сожалению, этот признак невозможно проверить ни у *S. defunctus*, ни у *S. ineziae* по той причине, что кости, несущие указанные шипы, на отпечатках либо отсутствуют, либо деформированы.

Э т и м о л о г и я. Описанный вид — единственный из здесь исследованных — не представлен современными потомками, поэтому он назван покойным — *defunctus*.

Ветвь MSS

Sebastes (Sebastodes) davidi sp. n. (рис. 4, А)

Sebastoëssus apostates (non Jordan, 1921) Jordan, 1925: 36 (частью: No 697).
Sebastodes (Sebastinus) ineziae (non Jordan et Gilbert) David, 1943: 158; fig. 34b
[частью: No 67 (=697)]

М а т е р и а л: голотип CAS 55621 (=697' =67) SL (261).

Д и а г н о з: D XIII 15, A III 8. Вторая колючка анального плавника короче 3-й. Длина комплексной интергемалии 1—2-й колючек — около 47%, расстояние между остистыми отростками 3-го хвостового позвонка — более 44%, а 24-го — более 24%, самого длинного неврального отростка (4-й) — более 22%, самого длинного гемального (3-й) более 24% длины хвостовой части позвоночника. Интергемалия 3-й колючки внедряется между 1-м и 2-м гемальными отростками. Верхний конец комплексной интергемалии располагается в промежутке между парапофизами последнего туловищного позвонка и передним гемальным отростком.

О п и с а н и е. Голова представлена лишь немногими смещенными костями ее задней части. Хорошо отпечатались все 3 эпуралии и уроневралья; в хвостовом плавнике насчитывается около 29 лучей, но часть краевых лучей, и дорзальных, и вентральных, явно не вышла. Подробнее см. в табл. 2.

С р а в н и т е л ь н ы е з а м е ч а н и я. *S. davidi* обнаруживает сходство с группой близких друг к другу современных видов — *S. serranoides*, *S. flavidus*, *S. melanops*, *S. mystinus*, *S. entomelas* (ветвь MSS) — особенно не приближаясь к кому бы то ни было из них в отдельности. Весьма вероятно, что *S. davidi* представляет собой предка, общего для всей этой группы. У всех ее видов шипы на верхней части головы сильно редуцированы, только у взрослых *S. entomelas* надглазничные, заглазничные, тимпанальные и париетальные шипы зачастую еще видны, обычно в виде затупленных бугорков; париетальные шипы сидят на концах низких париетальных гребней, которые у других видов ветви MSS зарастают полностью. Возможно, у *S. davidi* состояние всех этих шипов было близко к таковому у *S. entomelas*.

Виды ветви MSS — довольно крупные, максимальная длина *S. serranoides* — 51 см, *S. flavidus*, *S. melanops* — 55 см, *S. mystinus* — 43 см, *S. entomelas* — 46 см (Fitch, 1958; Miller, Gotshall, 1965; Phillips, 1957, 1964).

Э т и о л о г и я. *S. davidi* назван в честь американского палеонтолога Л. С. Дэвида — автора весьма обстоятельного труда о верхнемиоценовых рыбах Калифорнии, в котором он, в частности, предположил, что *S. ineziae* (Jordan et Gilbert) на деле может включать в себя больше одного реального вида.

Ветвь MSM

Sebastes (Sebastodes) longirostris sp. n. (рис. 4, B)

Sebastinus ineziae (non Jordan et Gilbert) Jordan, 1925: 37 (частью: No 671).
Sebastes (Sebastinus) ineziae (non Jordan et Gilbert) David, 1943: 158 (частью: No 671).

М а т е р и а л. Голотип: CAS. No 55515 (= 671, = 66), SL (255)

Д и а г н о з. D XIII 14, A III 6 или 7. Вторая колючка анального плавника длиннее 3-й колючки и меньше 36% длины хвостовой части позвоночника. Длина рыла — больше 25% этой части; длина комплексной интергемалии — около 47%; наибольшее расстояние между вершинами остистых отростков одного и того же позвонка — около 39%; между остистыми отростками 24-го позвонка — около 23%.

О п и с а н и е. Тазовый пояс сместился и хорошо отпечатался вместе с прикрепленными к нему колючками брюшного плавника. Подробнее см. табл. 2.

С р а в н и т е л ь н ы е з а м е ч а н и я. *S. longirostris* сходен с единственным современным представителем ветви MSM — *S. brevispinis* (достигает длины 59 см. — Phillips, 1957) (рис. 4, Г). Заметные отличия: у *S. brevispinis* орбита меньше, как и длина головы; 2-я колючка анального плавника короче, и 3-я колючка выступает далее нее; хвостовой плавник, по-видимому, короче и глубже вырезан. Длиннее самый длинный невральный отросток хвостовой части и интерневралия самого длинного мягкого луча, больше расстояние между вершинами остистых отростков 12—14-го и 22—23-го позвонков, короче нижние ребра и комплексная интерневралия. В анальном плавнике, возможно, на один луч больше. Промежутков между гемальными отростками, напротив которых располагаются интергемалии, на 1 больше, как и промежутков между невральными отростками, куда вклиниваются интерневралии. Интерневралии мягких лучей, внедряющиеся по одной, сдвигаются назад. Интерневралия переднего луча теперь уже не внедряется вместе с интерневралией последней колючки.

Э т и м о л о г и я. У *S. longirostris* длина рыла близка к наибольшей среди морских окуней, за что вид и назван длиннорылым.

Ветвь MDS

Sebastes (Sebastodes) thermophilus sp. n. (рис. 5, A)

Sebastodes (Rixator) porteousi (non Jordan et Gilbert) David, 1943: 160 (частью: No 59).

Sebastodes (Sebastoëssus) apostates (non Jordan) David, 1943: 160 (частью: No 72).

М а т е р и а л. Голотип: CAS No. 55501 (= 636, = 72), SL (169)

Паратип: CAS No. 55588 (= 600, = 59), SL (320).

Д и а г н о з. D XIII 13, A III 7—8. Длина самого длинного невального отростка — 18—19%, длина комплексной интергема-

лии — 33—35% длины хвостовой части позвоночника. Интергемалия 3-й колючки внедряется между 1-м и 2-м гемальными отростками.

Описание. У голотипа довольно четко видны все шипы на верхней части головы: правый носовой, предглазничный, надглазничный, заглазничный, тимпанальный и париетальный; кроме того, рядом с тимпанальным виден еще один шип — дополнительный или сдвинутый левый тимпанальный, сказать трудно. У паратипа все эти шипы тоже видны, но очень неясно.

У голотипа хорошо отпечатались *scoratohyale*, а также места отхождения нижних ребер от тел 4 и 5-го позвонков, у паратипа — вклинившиеся вместе между 2 и 3-м невральными отростками комплексная интерневралия и интерневралия 3-й колючки, а также расширение промежуточного птеригиофора у последней однолучевой интерневралии. Хуже видны видоизмененная интерневралия и сдвоенный луч на ней, все 3 эпуралии, уроневралия и малая гипуралия.

Подробнее см. в табл. 3.

Сравнительные замечания. *S. thermophilus* наиболее близок к современному виду *S. macdonaldi* (достигает длины 55 см.— Miller, Lea, 1972) (рис. 5, Б). *S. macdonaldi* отличается от *S. thermophilus* более высоким телом (исключая хвостовой стебель), а отсюда и более длинными невральными и гемальными отростками, интерневралиями и интергемалиями, а также нижними ребрами; более длинной последней колючкой спинного и колючкой брюшного плавников и мягкими лучами анального плавника; выемка хвостового плавника, по-видимому, мельче. Эволюция *S. macdonaldi* шла в сторону приобретения большей маневренности, возможно, за счет некоторого снижения крейсерской скорости. Орбита у *S. macdonaldi* заметно меньше, чем у *S. thermophilus*.

Этимология. Ареал *S. macdonaldi* простирается на юг вдоль тихоокеанских берегов Северной Америки дальше, чем у любого из современных видов морских окуней, здесь обитавших. В связи с этим его предок назван теплолюбивым — *thermophilus*.

Ветвь MDM

Sebastes (Sebastodes) velox sp. n. (рис. 5, В)

Rixator ineziae (non Jordan et Gilbert, 1920, Nos 145B et 243) Jordan et Gilbert, 1920: 35 (частью: No. 341).

Sebastinus ineziae Jordan, 1925: 37 (частью No. 659).

Sebastodes (Sebastinus) ineziae (non Jordan, et Gilbert, 1920) David, 1943: 158 (частью: No. 68).

Sebastodes (Rixator) porteousi (non Jordan et Gilbert) David, 1943: 160 (частью: Nos. 57, 58).

Материал. Голотип CAS 55528 (=341, =57) SL (180). Паратипы CAS 55648 (=659, =58) SL (233) и CAS 55543 (=521, =68) SL (324).

Д и а г н о з. *D* XIII 14—15, *A* III 8. Вторая колючка анального плавника короче 3-й. Длина комплексной интергемалии — 34—36%, расстояние между вершинами остистых отростков 24-го позвонка — меньше 20%, самая длинная колючка спинного плавника — более 32%, диаметр орбиты — более 25% длины хвостовой части позвоночника. Комплексная интергемалия достигает концов парапофизов последнего туловищного позвонка.

О п и с а н и е. У голотипа хорошо видны *epi-* и *ceratohyale*, неясно — шипы на верхней части головы. У паратипа 55648 очень хорошо отпечатались передние концы нижнечелюстных зубных лент, сверху так развернулись нижнечелюстные кости, а у CAS 55543 — предорзальная косточка с заостренным, направленным вперед выростом на верхнем конце.

У голотипа комплексная интерневралия внедряется в одиночку между 2 и 3-м, а интерневралии 3 и 4-й колючек вместе — между 3 и 4-м невральными отростками. Такого рода аномалия встречена мной лишь у 3 из 2040 экз. современных видов *Sebastinae*. Впрочем, у голотипа подобие такой аномалии могло возникнуть всего лишь как результат ошибки при расчистке отпечатка*. См. также табл. 4.

С р а в н и т е л ь н ы е з а м е ч а н и я. Из современных видов *S. jordani* (рис. 5, Г) больше всего напоминает *S. velox*, тем не менее он отличается от *S. velox* заметнее, чем другие современные виды от своих верхнемиоценовых предков. У *S. jordani* увеличилось модальное число мягких лучей в анальном плавнике (с 8 до 10), а, возможно, и в грудном, с 18 до 20. Уменьшился относительный размер головы и орбиты. Укоротились предпоследняя и последняя колючки спинного плавника, колючка брюшного, мягкие лучи анального, средние лучи хвостового. Выемка хвостового плавника достигла глубины рекордной среди морских окуней. Комплексная интергемалия 1-й и 2-й колючки сдвинулась назад, от парапофизов последнего туловищного позвонка к переднему гемальному отростку. В связи с увеличением числа лучей в анальном плавнике увеличилось на один число гемальных отростков, напротив которых располагаются интергемалии. Увеличился относительный размер самого крупного 7-го позвонка.

* У морских окуней длина невральных отростков в туловищной части позвоночника сначала возрастает до 3—5-го, затем снижается, а на последних туловищных позвонках увеличивается вновь. Препаратор этого явно не знал: у длинных передних отростков он четко прорабатывал лишь проксимальную часть, снабжая ее несуществующей вершиной, и слабее — дистальную часть; четко — укороченные отростки средних позвонков и много слабее — их несуществующую дистальную часть. Еще разче эта неуверенность проявилась при расчистке паратипа 55543: почти все остистые отростки здесь продолжены по центральным гребням базалий вплоть до лучей спинного и анального плавников (заметно смещенных): из обычного морского окуня получилась совершенно фантастическая рыба.

Паратип CAS 55648 также несет следы неуверенной расчистки. Все подобные следы сосредоточились на отпечатках, принадлежащих *S. velox*; не говорит ли это о том, что все 3 отпечатка были найдены в одно и то же время? Однако теперь уже невозможно установить, кто и в каком порядке расчищал отпечатки.

Наибольший экземпляр *S. velox*, длиной 324 мм, значительно крупнее тех максимальных размеров, которых ныне достигает *S. jordani* (27 см).

Этимология. Вид назван быстрым (*velox*), поскольку по всем данным он является предком *S. jordani* — вида, строение которого, как и у *S. goodei*, приспособлено к продолжительному быстрому движению больше, чем у какого-либо другого вида морских окуней.

Ветвь MDD

Sebastes (Sebastodes) apostates (Jordan)

Sebastoëssus apostates Jordan, 1921: 285, pl. 14(a), 53 (голотип No. 368).— Jordan, 1925: 36 (частью: Nos 633' 633A) (рис. 6, A).

Sebastodes (Sebastoëssus) apostates David, 1943: 162' fig. 35(b) (частью: Nos 70' 71' 73) (рис. 6, B).

М а т е р и а л. Голотип CAS No. 55536 (= 368, = 70) SL (337). Паратипы: CAS No. 55532 (= 633A, = 71), SL (159); CAS No. 55499 (= 633, = 73), SL (200).

Д и а г н о з. *D* XIII 15, *A* III 8—9. Ветвляющая колючка анального плавника короче 3-й. Длина комплексной интергемалии 1 и 2-й колючек — 30—34% длины хвостовой части позвоночника; расстояние между вершинами остистых отростков 24-го позвонка — меньше 20%; самая длинная колючка спинного плавника — меньше 32%; диаметр орбиты — меньше 25%. Комплексная интергемалия 1—2-й колючек не достигает концов парапофизов последнего туловищного позвонка или сдвинута в пространство между ними и передним гемальным отростком.

О п и с а н и е. У голотипа отлично отпечатались большие гипуралии, видно деление гипаксиальных гипуралий на верхнюю и нижнюю; хорошо виден последний, укороченный невральнй отросток на 25-м позвонке, 2-я и 3-я эпуралии, малая гипуралия и задняя часть уроневральной.

У паратипа CAS No. 55532 хорошо видны оба оперкулярных шипа. Два передних позвонка перевернуты невральными отростками книзу. На том же камне почти полностью отпечатались хвостовая часть другой рыбы сходного размера и скорее всего того же вида, с 3—15-м хвостовыми позвонками (общая длина 4—15-го позвонков — 57,5 мм); с 3-я колючками анального плавника длиной 9,3, 21,3 и 21,0 мм; с 4-я последними позвонками свободными дорзально, и 7-й — вентрально.

С р а в н и т е л ь н ы е з а м е ч а н и я. Из современных видов к *S. apostates* ближе всего стоит *S. goodei* (это довольно крупный вид, достигающий длины 47 см.— Frey, 1971) (рис. 6, B). Он отличается от *S. apostates* прежде всего заметным укорочением всех колючек и мягких лучей анального плавника (что, однако, не сопровождалось сколько-нибудь заметным укорочением интергемалий, не считая комплексной), а также предпоследней и последней колючек спинного. Относительные размеры хвостового плавника

также несколько уменьшились. Немного удлинились верхние ребра и передние гемальные отростки. Комплексная интергемалия 1-й и 2-й колючек стала еще короче и, как и у *S. jordani*, сдвинулась назад, направляясь иногда в пространство между парапофизами последнего туловищного позвонка и передним гемальным отростком, но чаще прямо к концу последнего (не достигая его), или в пространство между 1-м и 2-м гемальными отростками, или даже ко 2-му гемальному отростку.

По всем данным именно к послемiocеновому времени относится резкое расхождение между *S. jordani* и *S. goodei* в расположении анального отверстия, которое у *S. jordani* находится примерно на середине расстояния между брюшным и анальным плавником, а у *S. goodei* придвинуто к передней колючке анального плавника. У *S. jordani* оно теперь отодвинуто от анального плавника гораздо дальше, а у *S. goodei* расположено к нему ближе, чем у всех остальных весьма многочисленных видов морских окуней. К сожалению, на ископаемых отпечатках не сохраняется никаких следов, по которым можно было бы определить положение анального отверстия.

Как бы то ни было, *S. thermophilus*, *S. velox* и *S. apostates* по своему строению (по крайней мере, по тем его чертам, которые можно заметить на отпечатках) в верхнем миоцене явно больше походили друг на друга, чем их современные потомки — *S. macdonaldi*, *S. jordani* и *S. goodei*. Скорее всего, верхнемiocеновые *S. thermophilus*, *S. velox* и *S. apostates* представляли собой тройку близких видов, возникшую недавно, в данном (пятом) цикле видообразования. Уже тогда это тройка состояла из прогонистых, наиболее обтекаемых морских окуней с короткими плавниками. Хвостовой плавник был у них вырезан глубже, чем у каких бы то ни было других видов Sebastinae. Все это сохранилось и поныне.

Ветвь DSM

Sebastes (Sebastodes) porteousi (Jordan et Gilbert) (рис. 7, А, Б)

Rixator porteousi Jordan et Gilbert, 1920' 33—34, pls XXI, XXIII, fig. 1 (частью: голотип No. 300 и No. 246).— Jordan, 1921: 285, pl. 52 (частью: голотип No. 300).

Sebastodes (Rixator) porteousi David, 1943: 160, fig. 35a (частью: No. 56).

?*Sebastodes (Rixator) porteousi* David, 1943: 41—42 (частью: Nos 10219' 10038' Calif. Inst. Technol. Coll. Vert. Paleont., from Quarries 317' 334).

Sebastoëssus haroldi Jordan 1925: 37 (голотип No. 246).

Sebastodes (Sebastinus) ineziae (non Jordan et Gilbert, 1920) David, 1943: 158 (частью: Nos 61' 63).

М а т е р и а л. Голотип CAS 55598 (= 300, = 56), SL (363); паратип CAS 55503 (= 88, = 61), SL (217); также голотип *S. haroldi* CAS 55523 (= 246, = 63), SL (199).

Д и а г н о з. D XIII 13, A III 7. Интергемалия 3-й колючки внедряется между 2-м и 3-м гемальными отростками. Длина самого длинного невральнoго отростка туловищной части позвоночника — 21—26% длины хвостовой его части, длина комплексной интергемалии 1—2-й колючек — 47—55%.

О п и с а н и е. У паратипа CAS 55523 очень хорошо отпечатались париетальные гребни и шипы, но остальные шипы на верхней части головы вышли плохо. Хорошо видно внедрение интерневралий колючек между невральными отростками — комплексной интерневралии 1—2-й колючек вместе с интерневралией 3-й колючки, а всех остальных — по одной. Хорошо отпечатались смещенные еpi- и ceratohyale.

У паратипа CAS 55503 отлично отпечаталась задняя округлая интергемалия последнего, сдвоенного луча, сместившаяся относительно однолучевых кинжалообразных интергемалий, из которых последняя (или две последних?) видны плохо.

Отпечаток голотипа CAS 55598 — самый крупный из всех исследованных и лучший по качеству, лишь 2—3 передних позвонка, прикрытые жаберными крышками, как обычно, видны плохо. Комплексная интерневралия 1—2-й колючек, отлично отпечатавшаяся, внедряется между невральными отростками вместе с интерневралией 3-й колючки, остальные интерневралии — по одной. Хорошо видны все элементы скелета хвостового плавника, точно такие же, как и у многочисленных современных видов, которые числом и расположением этих элементов, а практически и их формой ничем не отличаются друг от друга. Это предпредпоследний позвонок с удлиненными остистыми отростками, предпоследний позвонок с удлиненным гемальным и укороченным невральным отростками, заостренный на заднем, отогнутом вверх конце последний позвонок (уростиль), три эпуралии, уроневралия, малая эпаксиальная, верхняя и нижняя гипаксиальные гипуралии.

Все базалии спинного и анального плавников видны очень хорошо. Гораздо лучше, чем на других отпечатках, получились их мягкие лучи и только на данном отпечатке хорошо заметно, как ветвятся эти лучи, а именно очень сходно с тем, как они ветвятся у современных видов: 1-й луч спинного плавника — $3/4$ (в числителе — число ветвлений, в знаменателе — число веточек); со 2-го по 4-й — $3/5$; 5-й и 6-й — $3/6$; 7-й — $3/7$; 8-й и 9-й — $3/6$; 10-й — $3/5$; 11-й и 12-й — $2/4$; 13-й, двойной — $1/2$; и 0/1; 1-й луч анального плавника — $3/7$; 2-й и 3-й — $3/8$; 4-й — $3/6$; 5-й — $3/5$; 6-й и 7-й вместе (лучи сдвинулись) — $?/7$.

Подробнее см. табл. 5.

С р а в н и т е л ь н ы е з а м е ч а н и я. Из современных видов к *S. porteousi* ближе всего стоит *S. gilli* (длина до 51 см.— Mohr, 1969) (рис. 7, B). Заметны и отличия (см. табл. 5): у *S. gilli* относительные размеры головы, рыла и, особенно, орбиты уменьшились, а заглазничное расстояние, а также относительные размеры туловищных позвонков — увеличились; хвостовой плавник, по-видимому, стал немного короче.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Работа непосредственно с отпечатками, сравнение их с рентгенограммами современных видов весьма существенно изменили те

выводы, которые можно было сделать лишь на основании литературных данных (Барсуков, 1981). Отпечатки верхнемиоценовых морских окуней из карьеров близ пос. Ломпок оказались принадлежащими не 1, как предполагалось, а 8 видам, близким к современным видам из ветвей *SM(D)*, *MSS'* *MSM'* *MDS'* *MDM'* *MDD* и *DSM* подрода *Sebastodes*. Верхнемиоценовая датировка на филогенетической схеме подсемейства необратимо переместилась с 4-го цикла видообразования на конец 5-го, так что 6-й (предпоследний) цикл стал охватывать весь плиоцен (7-й цикл, по всем данным, относится к четвертичному периоду).

Карьеры близ пос. Ломпок (34°50' с. ш.), пробитые в диатомовых отложениях, самых чистых во всем бассейне Санта-Мария *, занимают сравнительно небольшую площадь 16 км². По мнению Дэвида (David, 1943), в верхнем миоцене этот участок располагался в море на глубинах около 46—92 м, на расстоянии не более полумили от берега. Условия, характерные для данного участка в то время, как считает Дэвид, были сходны с нынешними в устье Калифорнийского залива, где мощные диатомовые отложения продолжают формироваться и поныне.

По тихоокеанскому побережью Северной Америки до южной оконечности по-ова Калифорния или почти до нее ныне простираются только ареалы *S. macdonaldi* (до 23°24' с. ш.) и *S. jordani* (до 23°28' с. ш.). Немного севернее проходит южная граница ареала *S. goodei* (до 24°45' с. ш.—Chen, 1981). Почти у всех остальных видов морских окуней она располагается еще севернее.

Верхнемиоценовые предки названных 3 видов (*S. thermophilus*, *S. velox* и *S. apostates*) близ Ломпока составляли значительную часть особей (этим 3 видам принадлежат 8 из 17 исследованных мной отпечатков), несмотря на то, что, по крайней мере, для *S. velox* и *S. apostates* глубины в этом районе, скорее всего, были меньше предпочитаемых, судя по батиметрическому распределению их потомков — *S. jordani* и *S. goodei* **.

* Диатомиты образуют часть формации Монтерей, толщина которой в бассейне Санта-Мария достигает около 1,5 км. Складчатые слои более или менее чистых диатомитов составляют верхние 300 м. Они перекрыты песчаниками, которые прерываются глинистыми диатомитами. Карьеры прорезали не всю 300-метровую толщу, а промышленная разработка диатомитов велась в слое толщиной всего 12 м, откуда по всем данным и поступила большая часть отпечатков рыб. Их поступало гораздо больше, когда разработки велись киркой, а не машинами. Отпечатки разошлись главным образом на сувениры. В руки ученых попала лишь небольшая их часть, но тем не менее достаточная, чтобы считать фауну рыб из карьеров в окрестностях пос. Ломпок одной из наиболее богато представленных верхнемиоценовых ихтиофаун (David, 1943).

** Современные потомки верхнемиоценовых видов обычны на глубинах 6—350 м: *S. semicinctus* — от 27 м и глубже; *S. serranoides* — на глубинах 6—46 м; *S. flavidus* — 7—200 м; *S. melanops* — 8—55 м; *S. mystinus* — 6—91 м; *S. entomelas* — 110—240 м; *S. brevispinis* — 100—250 м; *S. macdonaldi* — 55—250 м; *S. jordani* — 100—250 м; *S. goodei* — 110—350 м; *S. gilli* — 100—150 м (Alverson et al., 1964; Carlisle, 1969; Carlisle et al., 1964; Carlson, Haight, 1972; Feder et al., 1974; Heinmann, 1963; Hubbs, Schultz, 1933; Miller, Geibel, 1973; Miller, Lea, 1972; Mohr, 1969; Moulton, 1975; Quast, 1968; Westrheim, 1967).

Как показал мощный взрыв, произведенный под поверхностью воды близ о. Сан-Клемент ($32^{\circ}48'$ с. ш., $118^{\circ}20'$ з. д.), после которого в радиусе 3 км от эпицентра всплыло около 2 млн. оглушенных рыб, в этом районе по числу особей ныне доминирует *S. jordani* (Lea, Fitch, 1972). На 4 месте (и на 2 среди морских окуней) стоит *S. goodei*. На 5 и 6 местах располагается *S. hopkinsi* и *S. ovalis*, на 7 — *S. paucispinis*; предки этих видов в верхнемиоценовых отложениях близ пос. Ломпок не найдены — скорее всего, южная граница их ареалов тогда простиралась севернее.

По всем данным район Ломпока в верхнем миоцене располагался недалеко от южной границы ареала всего подсемейства в целом и был населен лишь более теплолюбивыми из видов морских окуней. Такие виды, как *S. davidi* и *S. longirostris* (потомки которых обычны в более холодных водах), возможно, появлялись здесь лишь во время похолоданий, составлявших часть короткоциклических изменений климата. Большинство же видов обитало, по-видимому, севернее, и прежде всего поэтому в районе Ломпока не встречаются отпечатки видов подрода *Sebastes*, а также ветвей *SS'* *SD'* *MSD'* *MM'* *DSS'* *DSD'* *DM* и *DD* подрода *Sebastodes*. Кроме того, для самой мелководной ветви *SSS*, а, возможно, и ветвей *SSD'* *SDS* и *DSS* глубины в районе Ломпок, скорее всего, были слишком велики. Наиболее мелководные виды морских окуней — малоподвижные, с высотой тела более 36% *SL*, с сильно развитыми шипами на верхней части головы, с округлым хвостовым плавником в районе Ломпок не встречены; их нет, судя по описаниям, и среди тех 7 отпечатков, которых я непосредственно не видел.

Джордан, Гильберт и Дэвид (Jordan, Gilbert, 1919' 1920; David, 1943) включают верхнемиоценовых морских окуней из района Ломпок в группу донных рыб, однако почти все эти окуни, за возможным исключением *S. porteousi* — виды подвижные, и в том числе самые подвижные из всего подсемейства, и обитание в толще воды, куда морские окуни поднимаются обычно вечером и опускаются ко дну утром, для них привычнее, чем обитание у дна.

Верхнемиоценовые виды не так уж сильно отличаются от современных. Поражает устойчивость числа лучей не только в брюшном плавнике ($1 + 5$ у всех современных и ископаемых видов), но также в спинном и анальном, где, в отличие от брюшного плавника, у морских окуней хорошо выражена и межвидовая, и внутривидовая изменчивость в числе лучей. Тем не менее модальное число лучей в этих плавниках у большинства современных потомков остается тем же самым, каким оно было у их верхнемиоценовых предков.

Изменение модального числа лучей в том или ином из плавников у морских окуней, возможно, было тесно связано с делением родительского вида на два дочерних, у одного из которых сохранялось старое модальное число (*S. ineziae*, *S. longirostris*, *S. ther-*

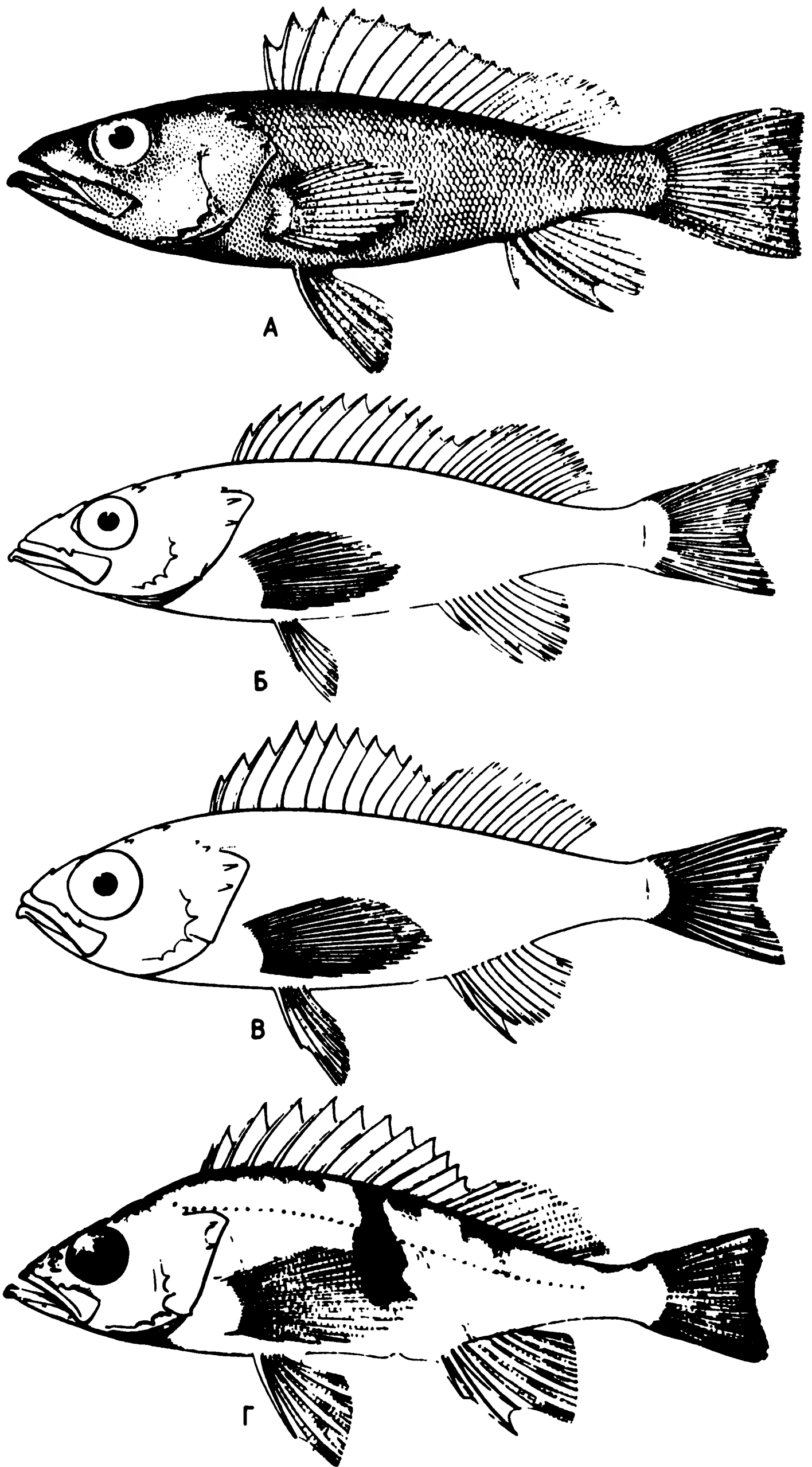


Рис. 3. А — *Sebastinus ineziae* Jordan, реконструкция Аткинсона (Jordan, 1921: pl. 54); Б — *Sebastes (Sebastodes) ineziae* (Jordan), SL (131) мм, реконструкция автора; В — *Sebastes (Sebastodes) defunctus* sp. n.; SL (201) мм, реконструкция автора; Г — *Sebastes (Sebastodes) semicinctus* (Gilbert), SL 13,8 мм, Сан-Диего

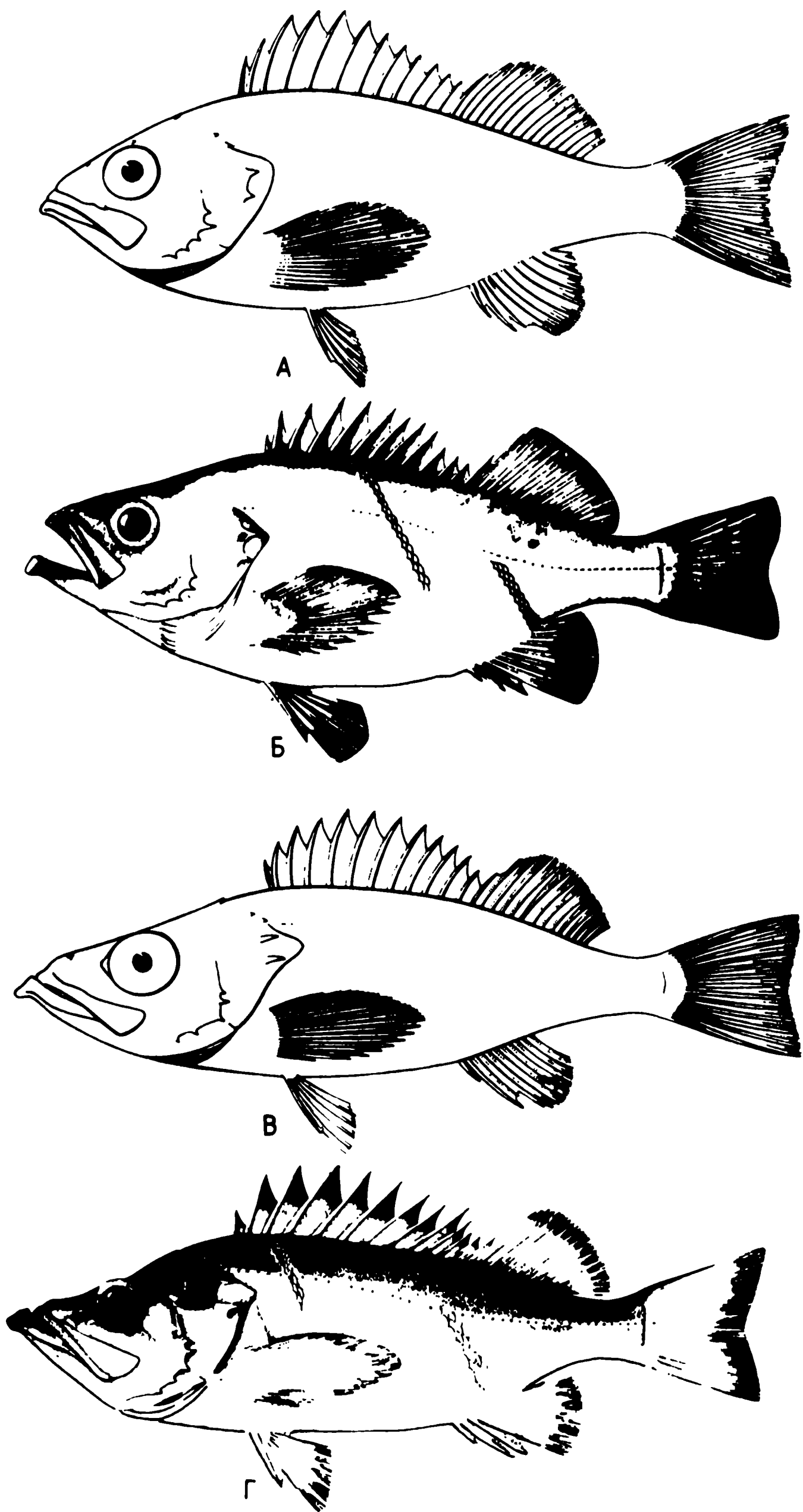


Рис. 4. А — *S. (Sebastodes) davidi* sp. n., SL (261) мм, реконструкция автора; Б — *S. (Sebastodes) flavidus* Ayres, SL 413 мм, 48°45' с. ш., 126°11' з. д.; В — *S. (Sebastodes) longirostris* sp. n., SL (255) мм, реконструкция автора; Г — *S. (Sebastodes) brevispinis*, (Bean), SL (441) мм, округ Монтерей

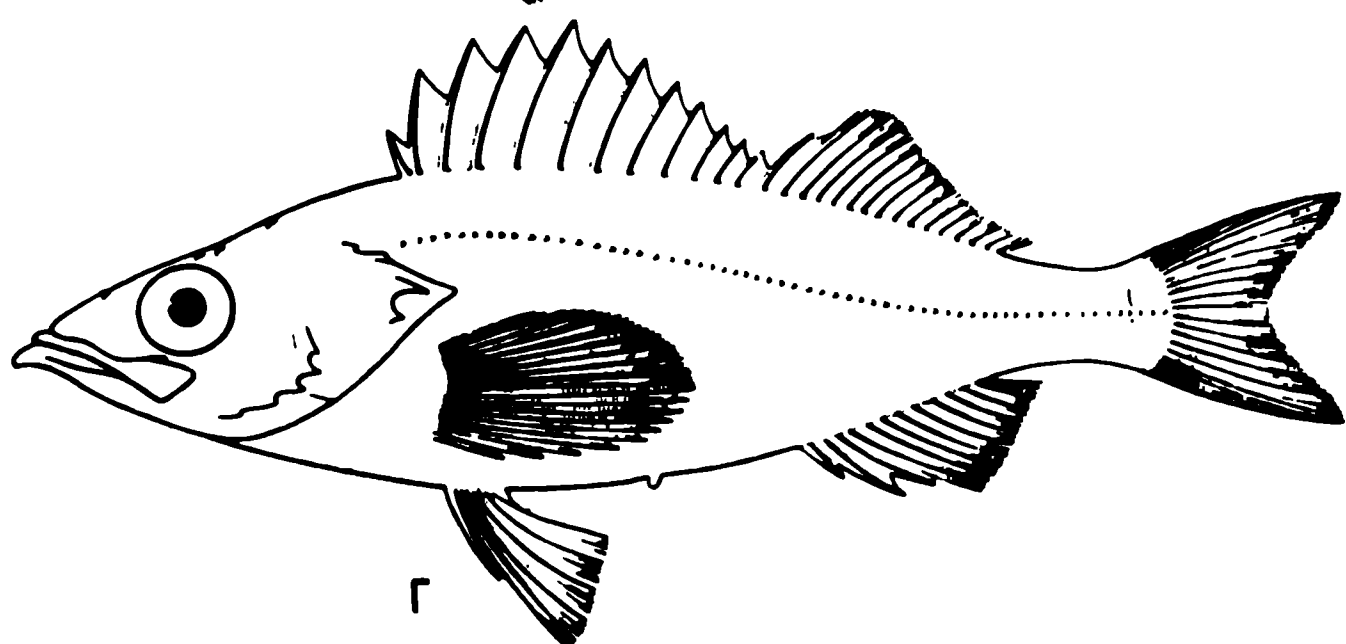
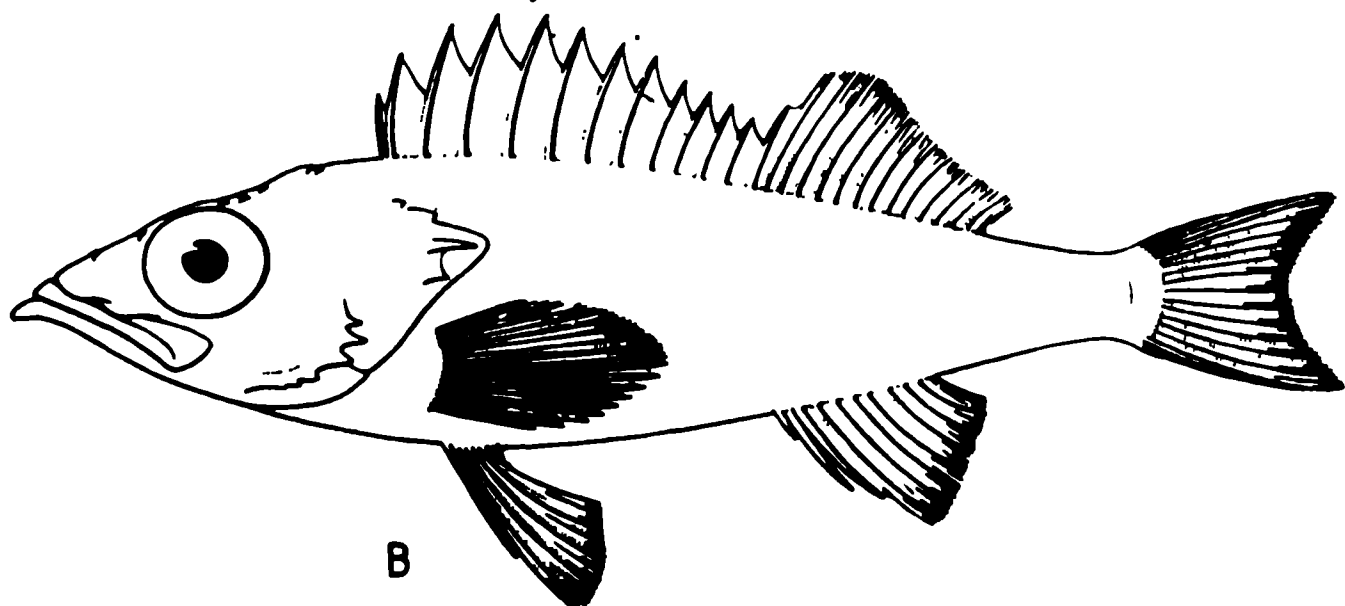
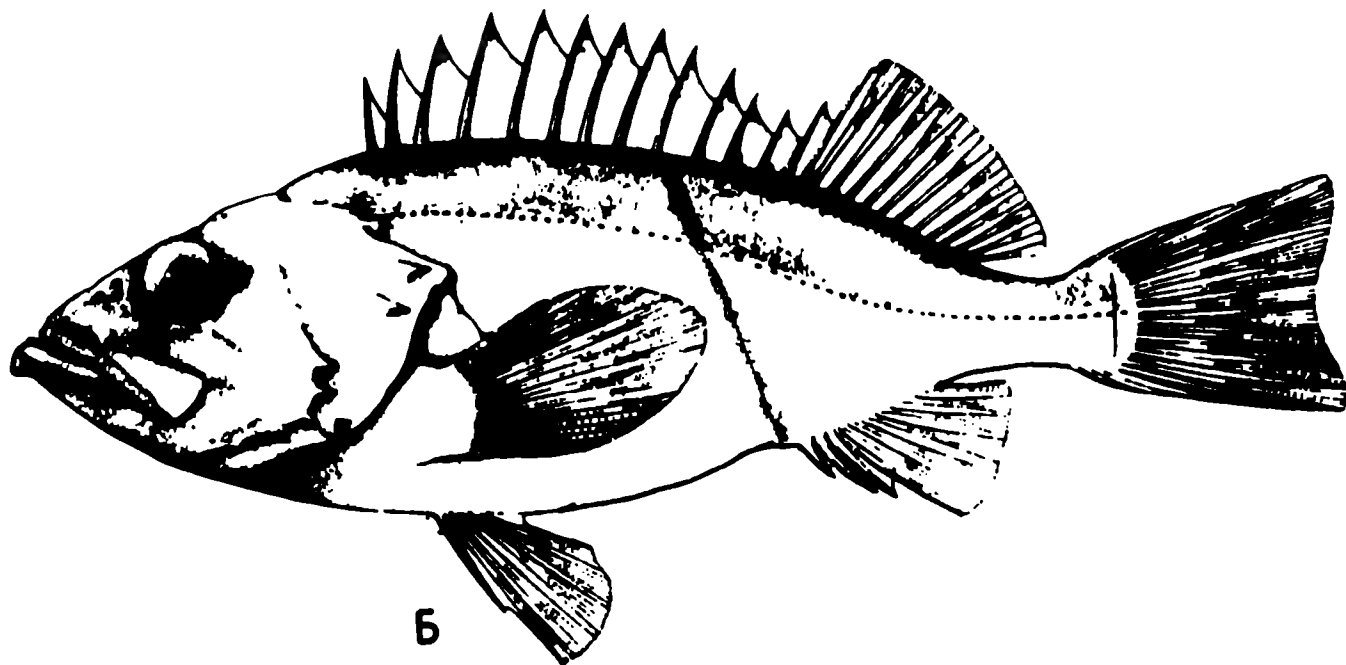
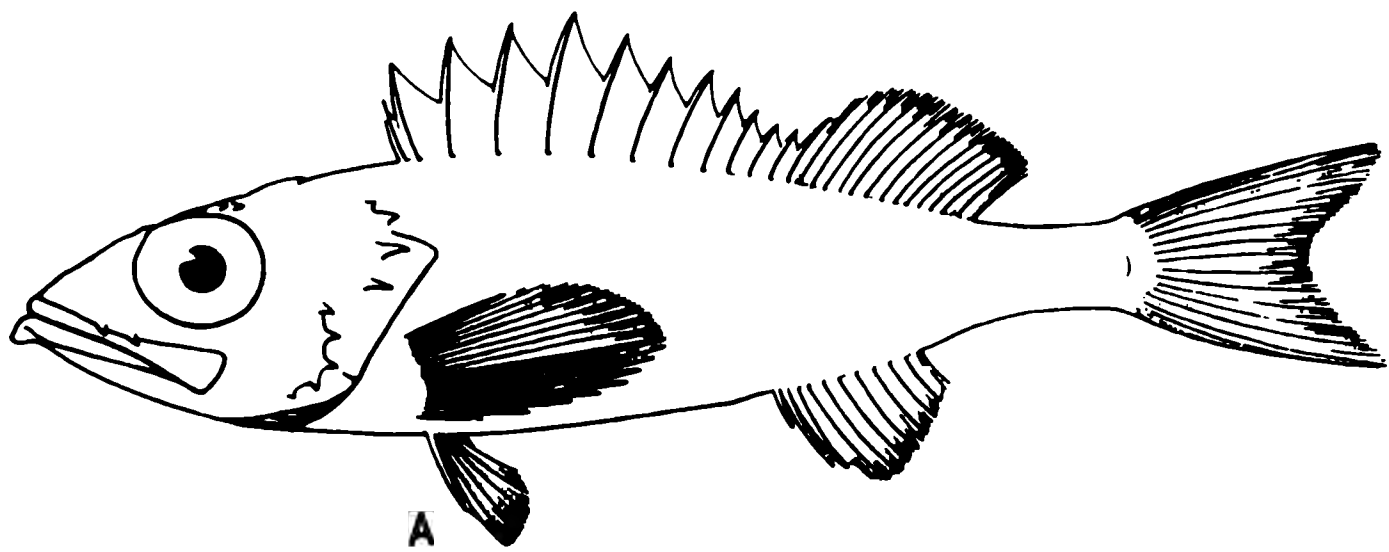


Рис. 5. А — *S. (Sebastodes) thermophilus* sp. n., SL (320) мм, реконструкция автора; Б — *S. (Sebastodes) macdonaldi* (Eigenmann et Beason), SL (331) мм, ♀, 28°31' с. ш., 115°31' з. д., В — *S. (Sebastodes) velox*, sp. n., SL (324 мм), реконструкции автора; Г — *S. (Sebastodes) jordani* (Gilbert), SL (227) мм, ♀, Сан-Франциско

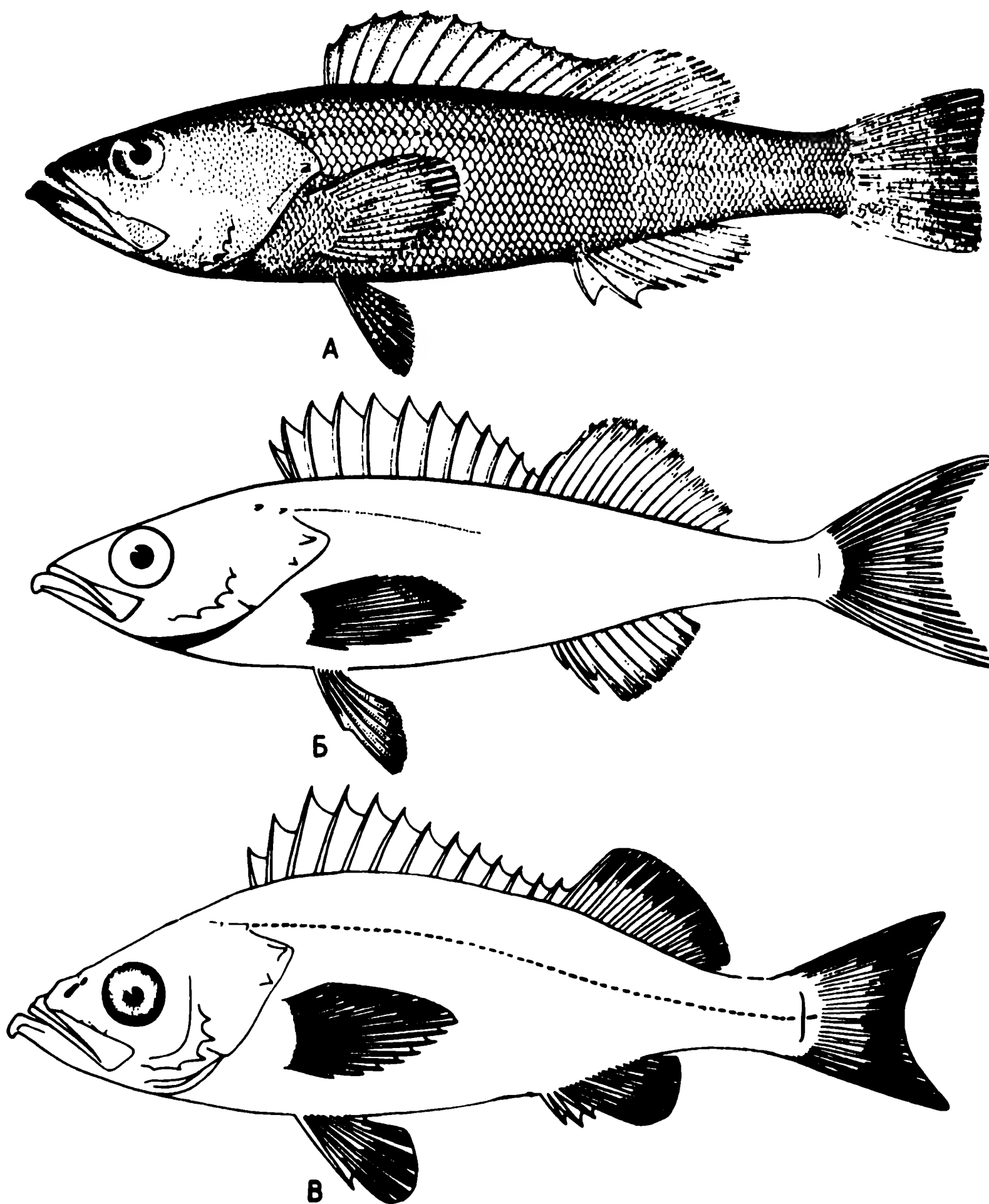


Рис. 6. А — *Sebastoëssus apostates* Jordan, реконструкция Аткинсона (Jordan, 1921: pl. 53); Б — *S. (Sebastodes) apostates* (Jordan), голотип, SL (337) мм, реконструкция автора; В — *S. (Sebastodes) goodei* (Eigenmann et Eigenmann), SL (412) мм, ♀, о. Ванкувер

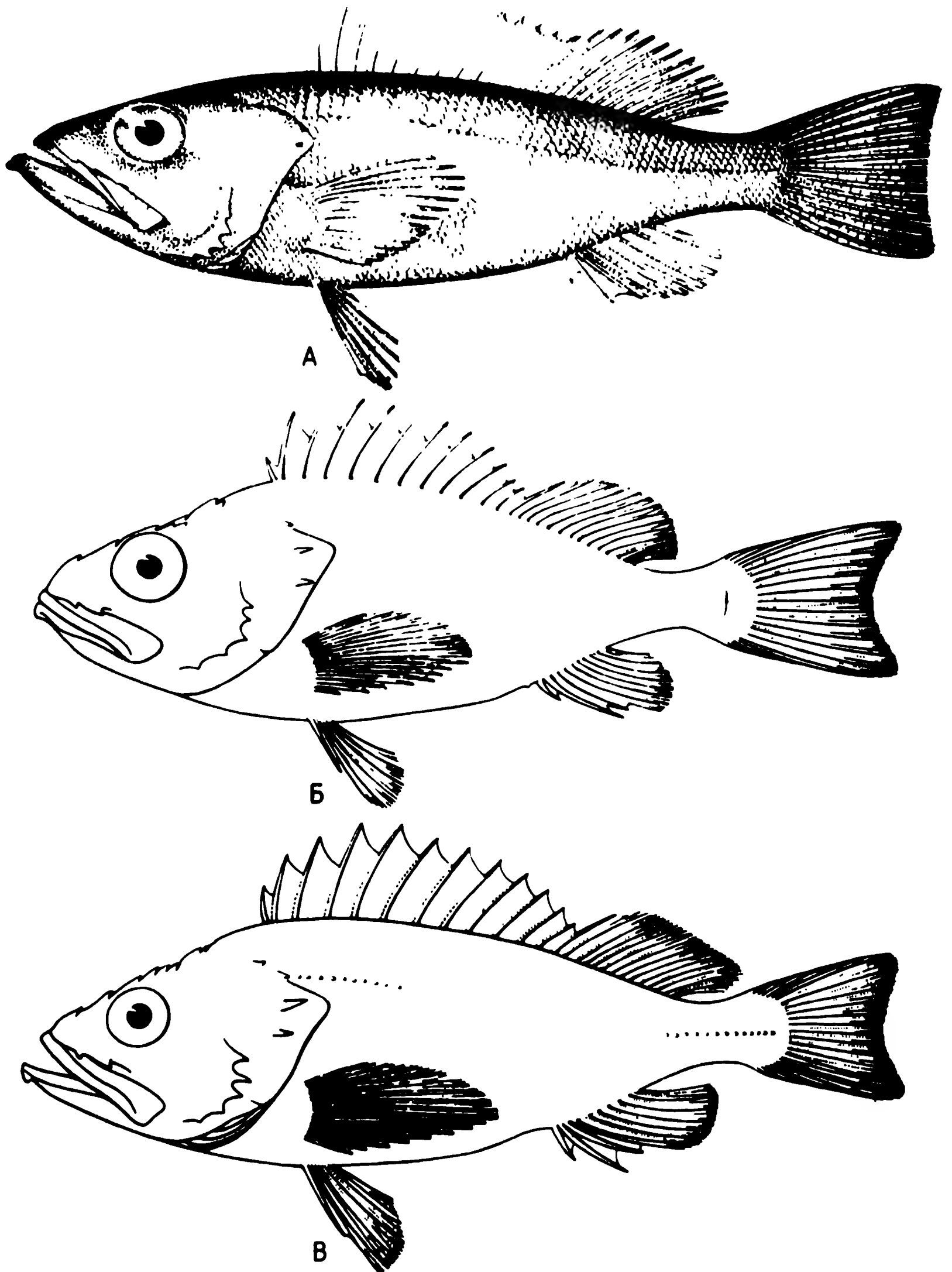


Рис. 7. А — *Rixator porteousi* Jordan et Gilbert, реконструкция Аткинсона (Jordan, 1921: pl. 52); Б — *S. (Sebastodes) porteousi* (Jordan et Gilbert), голотип, *SL* (363) мм, реконструкция автора; В — *S. (Sebastodes) gilli* (Eigenmann et Eigenmann). *SL* (318) мм, ♀, гайот Лесье, округ Ориндж, Калифорния

Сравнение видов ветви SM(D) — *S. semicinctus*, *S. ineziae*
и *S. defunctus*

Признаки	<i>S. semicinctus</i>	<i>S. ineziae</i>		<i>S. defunctus</i>	
<i>SL</i>	112—178	(131)	(203)	(201)	(214)
<i>Vert.</i>	11 + 15	(11) + 15	(11) + 15	11 + 15	11 + 15
<i>D</i>	XIII 13, редко 14	XIII 13	(XIII) 13	XIII 14	XIII 14
<i>A</i>	III 7, редко 8	III 7 или 8?	III 7	III 8	III 8
<i>P</i>	17, редко 16 и 18	около 18	?	21?	21?
<i>V</i>	15	?	?	15	15
<i>H</i>	27,0—31,3	(25,3)	(26,8)	(29,7)	(29,2)
<i>Ha</i>	21,3—23,8	(20,4)	(23,5)	(25,1)	(23,4)
<i>h</i>	7,3—8,5	(8,7)	(8,4)	(9,0)	(8,0)
<i>lD</i>	54,2—59,5	54,7	?	56,2	58,1
<i>lsD</i>	33,0—38,5	33,9	(30,1)	32,8	37,6
<i>lrD</i>	19,9—23,4	20,9	18,5	23,5	21,4
<i>lA</i>	12,7—15,9	13,4	14,5	14,1	13,3
<i>lc-D</i>	12,6—15,0	?	15,2	14,3	16,8
<i>lc-V</i>	19,2—21,1	?	20,2	21,5	20,1
<i>lDsm</i>	13,7—16,4, 5-я	14,3 4—8-я	?	16,1, 4-я	14,6, 5-я
<i>lD XII</i>	6,1—8,5	8,0	>7,4	8,9	7,6
<i>lD XIII</i>	8,8—10,8	10,5	>8,3	10,1	10,5
<i>lDrm</i>	12,7—16,9	(16,0)	(14,9)	(114,6)	(13,7)
<i>lA I</i>	7,7—9,3	7,6	7,9	7,6	?
<i>lA II</i>	16,1—20,2	16,8	16,3	16,1	16,4
<i>lA III</i>	13,0—16,3	14,8	14,1	13,0	15,5
<i>lA II—III</i>	—25 ÷ —15	—6	—6	?	—2
<i>lArm</i>	13,7—17,5	(17,5)	(19,4)	> (15,8)	(19,9)
<i>Пр. A</i>	<i>B, Псл</i>	(<i>B, Псл</i>)	(<i>B</i> или <i>Псл</i>)	(<i>Псл</i>)	(<i>Псл</i>)
<i>wDsm</i>	5,6—7,7	3,7—5,6	?	4,3	6,2
<i>lC</i>	15,0—17,3	~17,7	~18,1	~(20)	20,6
<i>fC</i>	+16 ÷ +27	(+4 ÷ +40)	(+4 ÷ +40)	~(+25)	(+6 ÷ +15)
<i>lsV</i>	13,1—15,4	?	?	>9,4	?
<i>V—A</i>	26,8—33,0	?	?	27,4	?
<i>lcap</i>	34,5—38,7	?	?	(37,3)	?
<i>lorb</i>	10,0—11,7	?	?	12,8	?
<i>lr</i>	7,9—9,0	?	?	(7,1)	?
<i>lmax</i>	14,1—16,8	?	?	(16,5)	?
<i>lpo</i>	17,0—17,8	?	?	16,7	?
<i>in XIII-i</i>	1—2	1—2	1—2	1—2	1—2
<i>ih I, II-i</i>	<i>Kв</i>	<i>K</i>	<i>Kн</i>	<i>Kв</i>	<i>K</i>
<i>ih, III-i</i>	1—2	1—2	1—2	1—2	1—2?
<i>D, XIII 13:</i>					
<i>inri-1</i>	1 и 6, 3 и 8, 3 и 10	7 и 12	4 и 12	—	—
<i>inri-3</i>	нет	нет	9—11	—	—
<i>D XIII 14:</i>					
<i>inri-1</i>	1 и 6	—	—	2 и 5	3 и 8 и 13
<i>inri-3</i>	11—13	—	—	нет	нет
<i>vdj</i>	4	4	4	4	4
<i>vdp</i>	7	7	7+	7+	7
<i>vvf</i>	7	?	7	?	6
<i>vvp</i>	4	?	4	?	5
<i>l, %SL</i>	40,9—41,6	40,0	39,3	40,7	40,8
<i>vert, m</i>	7,7—8,5	7,5	8,0	7,6	7,7
<i>vert, 6—11</i>	44,6—48,1	46,2	46,2	44,2	44,9

Признаки	<i>S. semicinctus</i>	<i>S. ineziae</i>		<i>S. defunctus</i>	
<i>lnmt</i>	17,6—18,5, 4-й	17,1, 4-й	?	(18,9), 4-й	20,0, 4-й
<i>lnmc</i>	19,2—20,1, 2-й	15,1, 2-й	16,1, 2-й	19,9, 1-й	17,1, 4-й
<i>lhm</i>	18,6—20,6, 3-й	19,1, 3-й	19,2, 4-й	19,7, 3-й	19,9, 3-й
<i>w-12</i>	32,2—32,4	29,1	~33,8	32,8	27,8
<i>W13</i>	34,5—35,2	31,2	~32,4	39,3	28,6
<i>W14</i>	35,4—35,5	?	~33,6	38,2	34,9
<i>W22</i>	14,1—15,3	15,3	14,1	14,5	13,4
<i>W23</i>	12,9—14,3	?	12,5	14,3	11,8
<i>W24</i>	18,3—19,7	19,5	20,1	21,0	21,2
<i>W25</i>	16,3—17,0	19,5	?	19,5	17,4
<i>in I—II</i>	14,2—15,0	17,5	?	13,6	?
<i>in III</i>	15,6—16,0	16,6	?	13,6	15,5
<i>in XIII</i>	11,7—12,2	~9,8	10,4	9,6	12,8
<i>inrm</i>	11,7—12,2	14,9	12,5	11,5	11,3
<i>ihI—II, %l</i>	40,8—44,3	40,8	~39	38,7	47,5
<i>ih I—II, % Ha</i>	69—75	80	67	63	83
<i>ih I—II, % lA II</i>	63—110	97	94	98	119
<i>ih III</i>	23,3—28,2	(29,7)	~28,5	23,1	(29,9)
<i>ih I</i>	17,8—19,1	?	~(19,7)	13,2	?
<i>hyp1' l</i>	11,7—12,6	?	?	13,3	14,3
<i>hyp2' l</i>	12,6—12,7	12,8	?	14,4	14,3
<i>hyps, h</i>	16,2—18,2	26,4	~21	(21,4)	(19,2)

Примечание к таблицам 1—5. *B* — профиль анального плавника, по концам лучей, вертикальный или близкий к тому; *Г* — комплексная интергемалия 1-й и 2-й колючки подходит к переднему гемальному отростку; *Гн* — не достигает его вершины; *Го* — располагается в промежутке между передним и 2-м гемальным отростком; *Г2* — подходит ко второму отростку; *К* — достигает концов парапофизов последнего туловищного позвонка; *Кв* — ее конец располагается выше нижних концов парапофизов; *Кн* — не достигает их; *О* — располагается в пространстве между парапофизами последнего туловищного позвонка и передним гемальным отростком; *П* — профиль анального плавника — с умеренным скатом вперед; *Псл* — со слабым скатом вперед; *Пси* — с сильным скатом вперед (линия, проведенная по концам лучей, от заднего к переднему, скатывается вниз и вперед); *Пр. А* — профиль анального плавника; *сН* — профиль анального плавника со слабым скатом назад, *А* — число лучей в анальном плавнике, колючих (римские цифры) и мягких (арабские); *aa* — антеанальное расстояние, % *SL*; *ad* — антедорсальное расстояние, % *SL*; *av* — антевентральное расстояние, % *SL*; *D* — число лучей в спинном плавнике, колючих и мягких; *fC* — вырезка хвостового плавника, % *IC*; *H* — наибольшая высота тела, % *SL*; *Ha* — высота тела у начала анального плавника, % *SL*; *h* — наименьшая высота тела, % *SL*; *hyp1' h* — высота эпаксиальной гипуралии, % *l*; *hyp2' h* — общая высота гипаксиальных гипуралий, верхней и нижней, % *l*; *hyp1, l* — наибольшая длина эпаксиальной гипуралии, % *l*; *hyp2, l* — то же для гипаксиальной гипуралии; *hyps, h* — общая высота эпаксиальной и гипаксиальных гипуралий, включая промежуток между ними, % *l*; *ihI—II* — длина комплексной интергемалии 1-й и 2-й колючек; *ihI—II-i* — ее внедрение (см. *К*, *Кв*, *Кн*); *ihIII* — длина интергемалии 3-й колючки; % *l*; *ihIII-i* — порядковый номер хвостовых позвонков, между гемальными отростками которых она внедряется; *ihI* — длина интергемалии 1-го мягкого луча; % *l*; *inrm* — длина самой длинной из интерневралий мягких лучей, % *l*; *inri-1* — порядковые

номера интерневралий мягких лучей, внедряющихся между невральными отростками в одиночку; *inri-3* — номера интерневралий, внедряющихся тройкой (остальные внедряются попарно, причем интерневралия 1-го луча иногда в паре с интерневралией последней колючки, что отмечено знаком + в разделе *vdp*); *inI—II* — длина комплексной интерневралии 1-й и 2-й колючек, % *l*; *inIII* — длина интерневралии 3-й колючки, % *l*; *inXIII* — длина интерневралии последней, 13-й колючки, % *l*; *inXIII-i* — порядковый номер хвостовых позвонков, между невральными отростками которых внедряется интерневралия 13-й колючки; *l* — длина хвостовой части позвоночника, % *SL*; *lA* — длина основания анального плавника, % *SL*; *lArm* — длина самого длинного луча анального плавника, % *SL*; *lAI* — длина 1-й его колючки, % *SL*; *lAII* — то же для 2-й колючки; *lAIII* — то же для 3-й колючки; *lAII—III* — расстояние между вершинами 2-й и 3-й колючек, отведенных от тела, % длины 3-й колючки (со знаком +, если длиннее 3-я и со знаком —, если 2-я); *lC* — длина самого короткого из средних лучей хвостового плавника, % *SL*; *lcap* — длина головы, % *SL*; *lc-D* — длина хвостового стебля, дорзальная; *lc-V* — его вентральная длина; *lD* — длина основания спинного плавника, % *SL*; *lDrm* — длина самого длинного луча спинного плавника, % *SL*; *lDsm* — длина его самой длинной колючки, % *SL*; *lDXII* — то же для 12-й колючки; *lDXIII* — то же для 13-й колючки; *lhm* — длина самого длинного гемального отростка, % *l* и его порядковый номер; *lh-22* — длина гемального отростка 22-го позвонка, % *l*; *ih-23* — то же для 23-го позвонка; *lh-24* — для 24-го позвонка; *lh-25* — для 25-го позвонка, последнего перед уростилем; *lmax* — длина верхней челюсти, % *SL*; *lnmc* — длина самого длинного неврального отростка хвостовой части, % *l*, и его порядковый номер; *lnmt* — то же для самого длинного отростка туловищной части; *ln-22* — для неврального отростка 22-го позвонка, % *l*; *ln-23* — то же для 23-го позвонка; *ln-24* — для 24-го; *ln-25* — для 25-го позвонка; *lorb* — наибольшая ось орбиты, % *SL*; *lpo* — заглазничное расстояние, % *SL*; *lr* — длина рыла, % *SL*; *lrD* — длина основания мягкой части спинного плавника, % *SL*; *lsD* — то же для колючей части плавника; *lsV* — длина колючки брюшного плавника, % *SL*; *P* — число лучей в грудном плавнике; *P—V* — расстояние между основанием нижнего луча грудного плавника и основанием колючки брюшного, % *SL*; *p-7* — длина парапофиза 7-го позвонка, % *l*; *p-8* — то же для 8-го позвонка; *p-9* — то же для 9-го; *p-10* — для 10-го; *p-11* — для 11-го; *r-1* — длина переднего нижнего ребра (3-й позвонок); *r-2* — 2-го; *r-3* — 3-го; *r-4* — 4-го; *r-5* — 5-го; *r-6* — 6-го; *r-7* — 7-го; *r-8* — 8-го; *r-9* — 9-го (11-й позвонок); *sao* — длина предглазничных гребней и шипов, % *SL*; *sn* — длина носовых шипов, % *SL*; *sni* — длина нухальных шипов, % *SL*; *sra* — длина парietальных гребней и шипов, % *SL*; *sro* — длина заглазничных гребней и шипов, % *SL*; *sso* — длина надглазничных гребней и шипов, % *SL*; *st* — длина тимпанальных гребней и шипов, % *SL*; *sl* — длина верхнего преоперкулярного шипа; *sII* — 2-го; *sIII* — 3-го, % *SL*; *V* — число лучей в брюшном плавнике, колючих и мягких; *V—A* — расстояние между основаниями колючки брюшного и передней колючки анального плавника, % *SL*; *vdj* — число хвостовых позвонков, между невральными отростками которых не внедряются интерневралии; *vdpr* — число хвостовых позвонков, между невральными отростками которых интерневралии внедряются; *uvf* — число хвостовых позвонков, под гемальными отростками которых не располагаются интергемалии; *uvpr* — число хвостовых позвонков, под гемальными отростками которых располагаются интергемалии; *vert* — число позвонков, туловищных и хвостовых; *vert, m* — длина самого длинного из туловищных позвонков, % *l*; *vert, 6—11* — суммарная длина 6—11-го позвонков, % *l*; *wAI* — ширина 1-й колючки анального плавника по ее середине, % ее длины; *wAII* — то же для 2-й колючки; *wAIII* — для 3-й; *wDsm* — то же для самой длинной колючки спинного плавника; *wDXII* — длина 12-й колючки; *wDXIII* — для 13-й; *wmd* — наибольшая ширина нижнечелюстных зубных лент, % *SL*; *wop* — ширина основания грудного плавника, % *SL*; *w-12* — расстояние между вершинами остистых отростков 12-го позвонка, % *SL*; *w-13* — 13-го; *w-14* — 14-го; *w-22* — 22-го; *w-23* — 23-го; *w-24* — 24-го и *w-25* — 25-го позвонка.

Сравнение видов ветвей MSS и MSM *S. davidi*, *S. brevispinis* и *S. longirostris*

Признаки	<i>S. serranoides</i> (<i>s</i>), <i>S. flavidus</i> (<i>f</i>), <i>S. melanops</i> (<i>me</i>), <i>S. mystinus</i> (<i>my</i>), <i>S. entomelas</i> (<i>e</i>)		<i>S. davidi</i>	<i>S. longirostris</i>	<i>S. brevispinis</i>
		вид, наиболее близкий к <i>S. davidi</i>			
<i>SL</i>	145—130	—	(261)	(255)	322—500
<i>vert</i>	11+15, очень редко 11+16	—	11+15	11+15	11+15
<i>D</i>	XIII 14—16, очень редко XIV, 13, 17	У всех чаще всего XIII 15	XIII 15	(XIII) 14	XIII 14, ред- ко, XIV 13, 15, 16
<i>A</i>	III 8, 9, ред- ко 7, 10	<i>f</i> , <i>me</i> , <i>e</i> — III 8, редко 7, 9	III 8	III 6?	III 7, редко 8
<i>P</i>	17—19, очень редко 16, 20	<i>f</i> , <i>my</i> , <i>e</i> — 18—19, ред- ко 16—17	18 или 19?	?	17—18, ред- ко 16
<i>V</i>	15	—	15	?	15
<i>H</i>	29,9—37,3	<i>me</i> , <i>my</i> — 32,3—38,3	35,4	29,9	29,4—35,7
<i>Ha</i>	25,0—31,2	<i>me</i> , <i>my</i> — 27,2—30,3	28,5	24,9	22,7—25,0
<i>h</i>	9,5—13,0	<i>s</i> , <i>f</i> 9,5—11,7	10,8	8,2	8,1—10,7
<i>lD</i>	53,4—61,7	<i>s</i> , <i>f</i> 53,4—58,2	56,1	?	52,0—58,3
<i>lsD</i>	32,6—39,0	<i>s</i> 33,7—34,1	33,9	?	33,1—37,1
<i>lrD</i>	20,7—26,5	<i>f</i> 20,7—23,0	21,2	19,0	18,8—21,9
<i>lA</i>	14,5—18,5	<i>e</i> 14,5—17,2	14,6	11,3	11,6—15,6
<i>lc-D</i>	13,1—15,9	<i>f</i> 13,5—15,9	14,9	~13,7	13,2—14,6
<i>lc-V</i>	18,0—22,5	<i>my</i> 18,9—19,8	19,5	~22,7	20,1—20,9
<i>lDsm</i>	9,7—15,3, 5—6, р, редко 4—7-я	<i>f</i> , <i>me</i> 12,2— 15,3, 5—6-я, редко 4—7-я	15,4, 5-я	~ (12,0)	11,8—15,3, 5—6-я, ред- ко 4-я
<i>lDXII</i>	4,2—6,5	<i>my</i> 6,2—6,5	7,2	6,5	6,8—7,9
<i>lDXIII</i>	6,2—10,5	<i>my</i> 9,0—10,5	9,5	7,8	7,1—8,0
<i>lDrm</i>	11,6—18,3	<i>f</i> 13,9—17,3	(15,3)	~ (12,5)	11,9—14,6
<i>lAI</i>	3,4—5,4	<i>s</i> 4,6—5,4	6,9	5,3	4,6—5,3
<i>lAII</i>	6,8—12,7	<i>e</i> 7,0—12,7	11,5	12,5	9,7—11,9
<i>lAIII</i>	8,1—12,9	<i>my</i> 11,5—12,3	12,0	10,5	10,1—13,7
<i>lAII—III</i>	+11÷+43	<i>e</i> +11÷+19	+19	—9	±0÷+15
<i>lArm</i>	12,0—21,7	<i>s</i> 15,2—18,2	(16,1)	(15,5)	14,1—19,8
<i>Пр. А</i>	<i>слН—Пси</i>	<i>f слН, В, Псл</i>	~ <i>В</i>	<i>В</i> или <i>Псл</i>	<i>слН, В, Псл</i>
<i>wDsm</i>	4,2—6,9	<i>my</i> 4,2—6,9	6,2	?	5,0—6,3
<i>wDXII</i>	6,5—10,6	<i>s</i> 6,5—10,6	6,5 или 7,5	7,3	6,3—7,8
<i>wDXIII</i>	4,5—7,1	<i>me</i> 4,8—5,4	5,1	6,0	6,0—7,9
<i>wAI</i>	10,8—15,6	<i>s</i> 11,7—13,4	6,1	9,6	10,4—13,2
<i>wAII</i>	7,7—11,8	<i>my</i> 7,7—9,8	7,0	7,5	7,9—10,1
<i>wAIII</i>	4,3—6,4	<i>my</i> 4,6—6,4	8,0	7,5	4,7—6,4
<i>lC</i>	11,8—20,7	<i>f</i> 15,8—19,3	~17	~20	14,7—15,8
<i>fC</i>	+4÷+28	<i>f</i> +4÷+28 <i>e</i> +16÷+19	~+18	~+10	+15÷+29
<i>lsV</i>	10,5—13,8	<i>e</i> 10,5—11,9	10,0	10,8	9,3—11,9
<i>P—V</i>	4,9—8,2	<i>f</i> 4,9—8,2	7,8	?	4,1—6,3
<i>V—A</i>	28,0—36,2	<i>s</i> 28,0—29,1	26,7	?	30,6—36,8
<i>lcap</i>	32,3—38,8	?	?	44,3	34,3—41,3

Признаки	<i>S. serranoides</i> (<i>s</i>), <i>S. flavidus</i> (<i>f</i>), <i>S. melanops</i> (<i>me</i>), <i>S. mystinus</i> (<i>my</i>), <i>S. entomelas</i> (<i>e</i>)		<i>S. davidi</i>	<i>S. longirostris</i>	<i>S. brevispinis</i>
		вид, наиболее близкий к <i>S. davidi</i>			
<i>lorb</i>	7,2—10,3	?	?	12,8	7,6—9,9
<i>lr</i>	17,5—10,2	?	?	11,1	10,2—11,8
<i>lmax</i>	12,9—18,7	?	?	20,6	17,9—22,2
<i>inXIII-i</i>	1—2	—	1—2	1—2	1—2
<i>ihI—II-i</i>	<i>Kn—Г</i>	У всех чаще 0	0	<i>К</i>	<i>К, Kn, o</i>
<i>ihIII-i</i>	1—2	—	1—2	1—2	1—2
<i>DXIII 14:</i>					
<i>inri-1</i>	2 и 11, 2 и 13, 4 8 и 13	—	—	8	11 и 13
<i>inri-3</i>	5—7	—	—	11—13	Нет
<i>DXIII 15:</i>					
<i>inri-1</i>	Нет, 2, 2 и 9, 2 и 11, 2 и 14, 2 и 8 и 14, 5, 7, 7 и 14, 9, 9 и 13 и 14	<i>e</i> Нет 2, 2 и 14, 5, 7 и 14, 9, 9 и 13 и 14	11	—	Нет
<i>inri-3</i>	5—7, 8—10, 9—11, 10—12 11—13 12—14	<i>e</i> 10—12, 11—13 12—14	12—14	—	Нет
<i>vdj</i>	7, 7+ или 8	<i>s, f, me</i> 7, 7+	7	6+	7
<i>vdp</i>	4 или 3	—→— 4	4	5	4
<i>vuf</i>	5, редко 4 или 6	<i>f, me</i> 4	3+	3	4
<i>vup</i>	6, редко 7 или 5	—→— 7	7	8	7
<i>l, % SL</i>	39,3—42,1	<i>me</i> 39,4—40,4	40,2	38,0	39,3—39,5
<i>vert, m</i>	7,4—7,9	<i>me</i> 7,6—8,1, 8—10-й	7,8, 8-й	8,4 8-й	8,0—8,5, 7—8-й
<i>vert, 3—11</i>	61,1—67,3	<i>e</i> 61,1—65,0	63,2	64,1	66,2—68,3
<i>vert, 5—11</i>	49,9—54,4	<i>e</i> 49,9—52,8	50,9	53,5	53,4—55,3
<i>vert, 6—11</i>	43,5—47,4	<i>e</i> 43,5—46,0	44,2	47,3	46,1—47,7
<i>inmt</i>	20,4—30,5, 3—5-й	<i>f</i> 22,9, 4—5-й	22,3 4-й	?	28,5—30,6, 4-й
<i>lnmc</i>	20,1—27,3, 1—5-й	<i>s</i> 21,6, 1 и 2-й	21,6, 1-й	16,1, 4-й	20,6—22,2, —1 и 2-й
<i>r-3</i>	40,8—50,6	<i>f</i> 44,6	44,6	(55,8)	41,8—45,3
<i>lhm</i>	20,3—28,9, 2—4-й	<i>f</i> 25,5, 2, 3 и 4-й	24,4, 3-й	22,0, 3-й	20,5—22,1, 3-й
<i>w-12</i>	32,5—47,0	<i>my</i> 41,1—42,0	38,6	31,3	35,6—38,9
<i>w-13</i>	38,0—49,0	<i>e</i> 38,5—41,8	42,5	?	38,4—39,9
<i>w-14</i>	37,6—48,9	<i>f</i> 46,6	44,3	35,5	38,7—39,9
<i>w-22</i>	15,0—22,5	<i>s</i> 17,7	17,9	13,1	14,9—16,8
<i>w-23</i>	13,6—20,9	<i>f</i> 18,2	17,4	12,6	14,9—16,6
<i>σ24</i>	18,2—28,2	<i>f</i> 24,2	24,0	22,7	21,5—22,8
<i>inI—II</i>	13,3—20,1	<i>f</i> 18,5	~ (18,4)	?	15,5—16,2
<i>inIII</i>	13,3—20,4	<i>me</i> 18,4—20,4	~ (19,1)	?	16,6—16,7
<i>inrm</i>	12,3—16,8	<i>me</i> 15,8—16,8	16,0, 1-й	11,7, 1—5-й	14,7—15,3
<i>ihI—II,</i> <i>% l</i>	35,0—41,6	<i>my</i> 38,4—41,6	46,8	46,5	39,8—42,1
<i>ihI—II,</i> <i>% Ha</i>	47—62	<i>e</i> 56—61	66	71	59—65

Признаки	<i>S. serranoides</i> (<i>s</i>), <i>S. flavidus</i> (<i>f</i>), <i>S. melanops</i> (<i>me</i>), <i>S. mystinus</i> (<i>my</i>), <i>S. entomelas</i> (<i>e</i>)		<i>S. davidi</i>	<i>S. longirostris</i>	<i>S. brevispinis</i>
		вид, наиболее близкий к <i>S. davidi</i>			
<i>ih</i> I—II, % AII.	128—183	<i>me</i> 142—183	164	142	133—154
<i>ih</i> III	19,7—27,7	<i>my</i> 23,6—26,2	25,3	26,3	25,6—27,8
<i>ih</i> 1	16,9—23,8	<i>my</i> 18,8—21,4	20,0	19,8	20,9—23,6
<i>ih</i> 2	14,6—20,9	<i>my</i> 16,2—18,8	16,9	18,9	18,1—20,0
<i>ih</i> 5	11,9—16,7	<i>s</i> 13,4	13,3	9,7	13,7—15,1
<i>ih</i> 6	10,9—14,7	<i>f</i> 13,1	13,1	Нет?	12,2—12,6
<i>ih</i> 7	9,4—13,5	<i>me</i> 12,2—13,5	12,5	Нет	Нет
<i>hyp</i> 1, <i>l</i>	10,9—15,6	<i>me</i> 14,5—15,6	15,4	?	13,7—14,0
<i>hyp</i> 2, <i>l</i>	13,0—17,5	<i>s</i> 15,3	15,4	?	15,2—15,3
<i>hys</i> , <i>h</i>	18,0—25,2	<i>f</i> 21,6	(22,4)	?	19,9—21,7

Таблица 3

Сравнение *S. thermophilus* и *S. macdonaldi*

Признаки	<i>S. macdonaldi</i>	<i>S. thermophilus</i>		<i>S. macdonaldi</i>
<i>SL</i>	100—250	(169)	(320)	250—400
<i>vert</i>	11+15	11+15	11+15	11+15
<i>D</i>	XIII 13, редко XII XIV, 12, 14	XIII 13	XIII 13	См. графу 2
<i>A</i>	III 7, редко 6 или 8	III 7	III 8	—>—
<i>P</i>	19, редко 18 или 20	16?	19?	—>—
<i>V</i>	15	15	?	—>—
<i>H</i>	30,3—33,3	(26,4)	(25,5)	34,5—35,7
<i>Ha</i>	21,8—25,1	(19,1)	(20,0)	22,1—23,6
<i>h</i>	7,1—8,3	(8,9)	(7,9)	7,3—8,3
<i>lD</i>	55,0—56,7	53,0	51,3	52,3—55,3
<i>lsD</i>	33,3—38,7	34,0	33,9	34,5—38,4
<i>lrD</i>	18,5—21,7	21,1	17,5	18,5—20,0
<i>lA</i>	12,4—14,8	?	13,8	12,1—13,7
<i>lc-D</i>	13,2—16,8	14,2	14,8	14,3—15,6
<i>lc-V</i>	18,2—23,1	18,3	20,4	18,4—20,4
<i>lDsm</i>	13,0—14,5, 4 или 5-я	(13,0), 4-я	13,5, 5-я	11,6—13,7, 4 или 5-я
<i>lD</i> XII	5,3—7,1	4,7	5,3	4,5—7,1
<i>lD</i> XIII	10,3—12,2	6,7	7,9	8,5—11,9
<i>lDrm</i>	14,5—14,6	(12,6)	(13,1)	12,8—13,7
<i>lA</i> I	5,5—7,7	4,3	4,3	4,4—5,4
<i>lA</i> II	9,2—12,8	9,9	9,9	6,4—9,4
<i>lA</i> III	9,5—13,0	9,7	9,5	7,4—9,9
<i>lA</i> II—III	+9÷+20	+9	+22	+20÷+22
<i>lArm</i>	15,7—16,3	(12,4)	(12,3)	13,5—16,3
<i>Пр. A</i>	<i>П</i>	<i>П</i>	<i>Пси</i>	<i>В</i>
<i>wDsm</i>	4,5—5,4	(5,4)	3,9	5,1
<i>wD</i> XII	6,9—10,4	6,3	5,7	7,5

Признаки	<i>S. macdonaldi</i>	<i>S. thermophilus</i>	<i>S. macdonaldi</i>	
<i>wDXIII</i>	5,1—6,1	5,3	?	6,1
<i>lC</i>	15,5—16,2	14,2	16,9	15,2—16,2
<i>fC</i>	+ 26 ÷ + 44	(+ 40 ÷ + 50)	(+ 40 ÷ + 50)	+ 35 ÷ + 40
<i>lsV</i>	12,0—14,2	9,3	8,8	10,1—10,8
<i>V—A</i>	26,9—35,5	?	32,5	30,1—37,3
<i>woP</i>	7,9—8,4	?	7,2	7,4—8,0
<i>ad</i>	32,7—33,1	46,1	36,6	33,5—35,7
<i>aa</i>	66,7—71,5	?	72,3	71,5—77,6
<i>lcap</i>	40,0—41,7	42,2	39,1	37,0—41,7
<i>lorb</i>	9,7—12,1	12,5	12,8	7,8—10,7
<i>lr</i>	8,3—10,6	11,6	10,6	8,3—10,9
<i>lmax</i>	17,6—18,9	18,7	18,8	18,2—19,2
<i>lpo</i>	20,7—21,8	19,6	16,7?	21,0—22,2
<i>sn</i>	0,9—2,2	1,7	0,9	0,7—1,7
<i>sao</i>	1,2—2,8	1,4	0,9	1,2—2,1
<i>sso</i>	4,3—5,6, 0,6—1,1	?, 1,8	4,9, 0,6	3,4—6,0, 0,4—0,9
<i>spo</i>	1,7—2,8, 0,7—1,1	5,0, 2,0	2,8, 0,6	1,5—2,5, 0,6—0,8
<i>st</i>	1,4—2,7, 0,7—1,2	3,5, 2,0	2,2, 0,5	1,0—1,7, 0,5—0,9
<i>spa</i>	6,8—7,7, 0,7—1,2	6,4, 1,0	5,2, 0,5	7,7—8,7, 0,7—0,8
<i>snu</i>	2,3—3,2, 0,6—1,3	0,0	0,0	0—1,8, 0—0,8
<i>wmd</i>	0,8—1,1	?	0,9	1,2—1,3
<i>inXIII-i</i>	1—2	1—2	1—2	1—2
<i>ihI—II-i</i>	К редко О	К	О	К, редко О
<i>ihIII-i</i>	1—2	1—2	1—2	1—2
<i>inri-1</i>	7 и 12, 9 и 12, редко 4, 13	5 и 12	Нет	7 и 12, 9 и 12
<i>DXIII 13</i>				
<i>inri-3</i>	Нет	Нет	Нет	Нет
<i>vdf</i>	4—5	4	5	4—5
<i>vdP</i>	7, 7+, 6	7	6	7, 6
<i>vuf</i>	7	6	7	7
<i>vvp</i>	4	4*	4	4
<i>l, % SL</i>	39,2—39,3	39,1	39,6	39,1—39,9
<i>vert, m</i>	7,4—7,8, 8-й	8,2, 8-й	7,7, 6—9-й	7,8—7,9, 8 и 9-й
<i>vert, 3—11</i>	61,8—63,4	63,7	67,3	65,9—66,1
<i>vert, 5—11</i>	50,2—50,7	53,0	53,3	52,6—53,4
<i>vpri, 6—11</i>	43,5—43,9	47,1	46,0	45,2—46,0
<i>lnmt</i>	22,7—22,8, 4-й	19,1, 4-й	18,1, 4-й	23,6—24,7, 4-й
<i>lnmc</i>	19,1—20,3, 1—4-й	15,4, 3 и 4-й	17,5, 1-й	18,3—20,7, 1-й
<i>r-2</i>	38,7—40,8	32,7	31,8	43,0—44,5
<i>r-3</i>	44,6—46,2	32,4	?	44,5—45,4
<i>lhm</i>	19,9—20,8, 3-й	15,4, 3-й	14,4, 3 и 4-й	22,3—22,4, 3-й
<i>w-12</i>	32,1—35,2	26,0	24,5	33,2—34,5
<i>w-13</i>	37,7—39,1	30,6	27,2	35,7—37,7
<i>w-14</i>	38,2—40,6	31,8	25,3	36,1—37,7
<i>w-14</i>	38,2—40,6	31,8	25,3	36,1—37,7
<i>w-22</i>	15,9—16,9	11,3	(11,9)	15,6—16,2
<i>w-23</i>	14,7—15,2	11,6	(13,2)	14,6—15,1
<i>w-24</i>	18,4—18,8	14,8	(18,1)	19,6—19,8
<i>inI—II</i>	15,4—16,4	?	14,1	15,0—15,9
<i>inIII</i>	15,4—16,7	?	14,5	16,0—17,1
<i>inXII</i>	12,6—15,5	11,6	11,0	13,2—15,6
<i>inXIII</i>	12,6—16,2	10,3	11,8	14,3—15,6
<i>inrm</i>	13,2—13,7	13,2, 1-й	12,4, 1 и 2-й	13,0—14,2, 2-й

Признаки	<i>S. macdonaldi</i>	<i>S. thermophilus</i>		<i>S. macdonaldi</i>
<i>ih</i> I—II, % <i>l</i>	40,9—43,3	35,1	32,9	41,8—43,2
<i>ih</i> I—II, % <i>Ha</i>	69—70	72	65	70—75
<i>ih</i> I—II, % <i>AII</i>	138—142	138	131	194—195
<i>ih</i> III	22,5—25,7	(27,4)	(25,7)	25,7—28,6
<i>ih</i> 1	18,1—18,3	15,6	15,2	19,7—20,0
<i>ih</i> 2	15,0—15,9	14,1	13,3	16,7—18,0
<i>ih</i> 5	11,4—11,5	13,8	10,4	12,5—12,9
<i>ih</i> 6	10,4—10,5	9,8	7,7	10,4—11,2
<i>ih</i> 7	Нет	Нет	6,8	Нет
<i>hyp</i> 1' <i>l</i>	11,3—13,0	11,0	11,2	11,6—12,0
<i>hyp</i> 2' <i>l</i>	13,2—13,6	11,0	11,9	11,5—13,7
<i>hyp</i> 1' <i>h</i>	7,8—8,1	6,8	8,3	7,7—8,3
<i>hyp</i> 2' <i>h</i>	8,1—8,1	7,6	9,5	8,7—9,2
<i>hyps</i> , <i>h</i>	17,8—18,6	17,4	19,5	18,9—20,5

* Промежуток между 2-м и 3-м гемальными отростками — свободный.

mophilus), а у другого это число увеличилось (*S. defunctus*, *S. davidi*, общий предок *S. velox* и *S. apostates*). С этой точки зрения *S. jordani*, отличающийся от своего предка (*S. velox*) числом лучей в анальном (и грудном?) плавниках, может оказаться единственным поныне сохранившимся видом из тех, на которые делился *S. velox* после верхнего миоцена, в 6 и 7 циклах видообразования.

В общем из 8 изученных верхнемиоценовых видов, давших 11 современных видов-потомков (из 72 возможных), лишь 1 вид (*S. davidi*), по всем данным самый мелководный, ныне представлен группой потомков (5 из 9 возможных), и только 1 вид (*S. defunctus*) вымер. Остальные 6 видов теперь представлены лишь одним современным видом каждый. Маловероятно, что каждый из них в течение 6-го и 7-го циклов дал все 9 потомков, из которых столь единообразно вымерли 8. Скорее всего, из этих 6 видов лишь у *S. velox* наблюдалось более или менее интенсивное и деление, и вымирание, при единственном выжившем виде (*S. jordani*), а остальные 5 видов вообще не делились, претерпев с верхнего миоцена до наших дней лишь филетические изменения. И если это будет доказано, названия *S. ineziae*, *S. longirostris*, *S. thermophils*, *S. apostates* и *S. porteousi* правильнее будет считать младшими синонимами *S. semicinctus*, *S. brevispinis*, *S. macdonaldi*, *S. goodei* и *S. gilli* соответственно.

Не исключена возможность, что на начальной стадии бурной радиации перспективного надвидового таксона в этой радиации участвуют все вновь возникающие виды. В дальнейшем увеличение числа видов замедляется, отчасти за счет вымирания некоторых из них, но в основном за счет того, что все больше видов начинает пропускать циклы, в течение которых другие виды делятся на дочерние. Затем, когда вымирание видов получает перевес над образованием новых, число видов в таксоне начинает сокращаться. Этой стадии подрод *Sebastodes* явно еще не достиг.

Сравнение *S. velox* и *S. apostates* с *S. jordani* и *S. goodei*

Признаки	<i>S. velox</i>		<i>S. jordani</i>		<i>S. apostates</i>		<i>S. goodei</i>
<i>SL</i>	(180)	(233)	(324)	150—243	(159)	(200)	150—400
<i>vert</i>	(11) + 15	(11) + 15	11 + 15	11 + 15	11 + 15	(11) + 15	11 + 15
<i>D</i>	XIII 15	XIII ?	XII 14	XIII 14—15, ред- ко XIV 13 или 16	XIII 15	XIII 15	XIII 13—14, ред- ко 15
<i>A</i>	III 8	?	III 8	III 10, редко 8, 9 или 11	III 8	III 8	III 8, реже 7 или 9
<i>P</i>	21 ?	18	18 ?	20, редко 19, 21 или 22	18—19 ?	17 ?	17, редко 16 или 18
<i>V</i>	15	?	?	15	15	?	15
<i>H</i>	(27,5)	(26,7)	(26,4)	24,0—30,5	(27,9)	(27,5)	26,0—32,0
<i>Ha</i>	(21,6)	(19,5)	(19,3)	18,7—24,2	(21,4)	(21,0)	21,4—25,6
<i>h</i>	(8,1)	(7,1)	(7,9)	6,6—8,6	(7,7)	(7,3)	7,1—9,0
<i>lD</i>	54,7	?	?	51,7—55,1	52,1	52,1	52,1—56,1
<i>lsD</i>	33,5	?	31,5	32,4—34,1	29,7	32,1	32,4—35,7
<i>lrD</i>	21,9	?	?	19,7—21,5	23,0	20,2	19,4—21,4
<i>lA</i>	14,9	?	?	15,6—17,7	11,9	?	11,7—13,1
<i>lc-D</i>	?	?	?	13,6—15,1	14,3	14,6	14,7—16,3
<i>lc-V</i>	?	?	?	17,6—18,6	21,2	?	21,2—22,5
<i>lDsm</i>	13,2, 5-я	14,9, 4-я	13,6, 4-я	13,5—14,4, 4-я, реже 5-я	13,1, 5-я	11,5, 4-я	12,1—14,4, 4—6-я
<i>lDXII</i>	7,9	6,4	?	3,2—4,5	7,9	7,5	3,5—4,3
<i>lDXIII</i>	9,3	9,4	9,2	7,1—8,2	9,1	9,0	5,8—7,3
<i>lDrn</i>	(14,7)	(13,0)	(13,4)	11,6—15,2	(14,5)	(13,5)	11,0—12,7
<i>lAI</i>	6,1	?	3,6	4,1—5,5	7,4	5,6	3,2—4,8
<i>lAII</i>	~11	?	(10,0)	9,8—11,0	12,3	10,1	4,7—7,1
<i>lAIII</i>	12,4	(10,0)	(11,9)	10,4—12,2	13,8	11,0	4,9—6,6
<i>lAII—III</i>	+x	?	+x	+11 ÷ +20	+18	+12	+21 ÷ +40
<i>lArm</i>	(20,2)	?	(17,7)	13,3—14,8	(20,2)	(18,7)	9,9—12,0
<i>Pr.A</i>	<i>Пси</i>	<i>Пси</i>	<i>Пси</i>	<i>Пси</i>	<i>Пси</i>	<i>Пси</i>	<i>Пси</i>
<i>wDsm</i>	4,5	4,6	?	4,1—5,6	5,8	5,2	4,3—5,3

<i>wDXII</i>	4,2	?	?	7,7—12,2	5,6	6,7	9,4	6,9—10,0
<i>wDXIII</i>	5,4	?	?	4,1—5,7	4,5	5,6	?	4,3—5,4
<i>wAI</i>	7,3	?	?	10,5—17,0	10,3	16,2	?	6,2—13,3
<i>wAII</i>	?	?	6,8	7,1—9,0	8,9	9,0	9,8	9,7—12,1
<i>wAIII</i>	5,4	?	?	4,3—6,8	4,6	8,2	7,6	6,0—8,1
<i>lC</i>	(13—16)	(13—14)	(15—20)	11,1—14,2	(14—17)	(13—17)	14,8	12,5—13,6
<i>fC</i>	(+17÷+38)	(~ +40)	(~ +30)	+44÷+56	(+34)	(+30÷+50)	(+40÷+50)	+40÷+45
<i>lsV</i>	13,2	?	?	10,3—11,4	12,3	10,8	?	10,5—12,2
<i>P—V</i>	4,0	?	?	3,7—6,8	4,7	?	?	5,0—7,1
<i>V—A</i>	?	?	?	29,2—33,5	22,6	?	30,9	29,3—33,5
<i>woP</i>	?	7,1	?	6,6—6,9	6,3	?	6,8	6,4—7,1
<i>lcap</i>	44,4	?	44,8	34,3—38,5	34,0	40,5	37,8	34,5—37,2
<i>lorb</i>	12,4	11,5	11,6	8,0—11,1	10,1	9,7	8,4	8,1—9,2
<i>lr</i>	?	?	(11,1)	8,4—9,6	(9,7)	(10,6)	(9,2)	9,3—10,9
<i>lmax</i>	?	?	?	13,7—14,8	(15,1)	?	(15,4)	15,1—17,3
<i>lpo</i>	15,0	?	?	16,4—17,8	15,1	19,9	21,1	17,4
<i>sn</i>	1,3	?	?	0,6—1,2	?	?	?	0
<i>sao</i>	1,7	?	He видно	1,5—2,2	?	?	?	0
<i>ssO</i>	5,5, 1,1	?	?	0	?, 0,4	?	?	0
<i>spo</i>	2,4, ?	?	?	1,1—2,0	?, 1,8	?	?	0
				0,0—0,8				
<i>st</i>	1,8, ?	?	?	0,6—1,6,	3,9, 1,4	?	?	0
				0,2—0,6				
<i>spa</i>	4,9, ?	?	He видно	4,5—6,2	4,3, ?	?	?	5,9, 0
				0,0—0,4				
<i>snu</i>	1,8, ?	?	He видно	0	1,6, ?	?	?	0
<i>sl</i>	?	?	1,6	0,9—1,1	?	?	?	1,2
<i>wmd</i>	?	1,6	?	0,4—0,7	?	?	?	
<i>inXIII-i</i>	1—2	1—2	1—2	1—2	1—2	1—2	1—2	1—2
<i>ihI—II-i</i>	<i>K</i>	<i>K</i>	<i>K</i>	<i>Г</i>	<i>O</i>	<i>Kн</i>	<i>Kн</i>	<i>Kн, Гн, Го, Г2</i>
<i>ihIII-i</i>	1—2	1—2	1—2	1—2, редко 2	1—2	1—2	1—2	1—2, редко 2
<i>DXIII 14:</i>								
<i>inri-1</i>	—	—	13-я	5, 7, 2 и 5 и 13	—	—	?	5 и 13, 2 и 9 и 13
<i>inri-3</i>	—	—	Нет	10—12	—	—	?	10—12
<i>DXIII 15:</i>								
<i>inri-1</i>	Нет	2 и 5 и ?	—	5, 11, нет	14-я	9-	?	Нет

Признаки		S. <i>velox</i>		S. <i>jordani</i>		S. <i>apostates</i>		S. <i>goodei</i>	
		Нет	Нет?		Нет	нет	?		
<i>inri-3</i>		Нет	Нет?	10—12, 12—14	Нет	нет	?	12—14	
<i>vdf</i>		4	4?	4	4	4	?	4	
<i>vdpr</i>		7	7+	7, редко 7+	7+	7	?	7	
<i>vvf</i>		7	?	6, редко 5	7	8	7	7	
<i>vvpr</i>		4	?	5, редко 6	4	3	4	4	
<i>l, % SL</i>		40,9	40,4	40,3—40,4	41,9	40,8	40,9	39,2—41,8	
<i>vert, m</i>		7,5, 7-й	7,8, 7—11-й	8,0—8,4, 7 и 7—8-й	7,2, 7—11-й	7,8, 8-й	7,5, 7-й	7,4—8,4, 7-й	
<i>vert, 3—11</i>		?	66,3	66,3—66,9	60,8	?	?	61,8—67,1	
<i>vert, 5—11</i>		50,6	53,2	52,9—54,2	50,0	?	49,9	49,9—54,8	
<i>vert, 6—11</i>		43,3	46,4	45,3—46,7	43,1	?	43,7	42,9—47,5	
<i>enmt</i>		17,7, 4-й	(16,3, 4-й)	16,6—19,8, 4-й	19,2, 3-й	20,5, 3-й	16,3 3-й	17,2—21,1, 4 или 5-й	
<i>lnmc</i>		16,8, 2 и 3-й	15,6, 2-й	17,6—19,9, 1 и 1—3-й	17,6, 1-й	16,4, 2 и 3-й	19,1, 1-й	15,5—20,8, 1 и 1—2-й	
<i>r-1</i>		?	38,0	33,0—37,9	?	?	?	26,9—35,3	
<i>r-2</i>		31,8	40,2	36,8—39,7	?	?	30,5	30,4—40,9	
<i>r-3</i>		30,6	36,7	37,4—43,9	?	28,2	30,1	33,0—48,4	
<i>lhm</i>		17,3, 2-й	17,5, 3-й	17,6—21,4, 3, 2 и 3-й	18,2, 2-й	17,3, 3-й	17,8, 3-й	16,6—22,3, 3-й	
<i>w-12</i>		30,8	(30,3)	26,2—32,1	?	27,3	29,3	25,8—34,6	
<i>w-13</i>		34,3	32,5	28,4—33,4	?	28,6	31,1	29,3—37,2	
<i>w-14</i>		30,6	31,6	28,1—34,9	29,7	31,3	30,8	30,8—38,0	
<i>w-22</i>		13,9	16,2	14,1—16,2	13,7	12,1	12,8	14,1—16,1	
<i>w-23</i>		13,2	12,2	13,6—15,4	13,7	12,6	12,8	12,6—13,4	
<i>w-24</i>		(17,8)	16,5	15,4—18,4	18,5	17,6	14,8	16,9—18,4	
<i>inI—I1</i>		13,7	?	13,4—14,4	13,9	?	?	12,9—16,4	
<i>inIII</i>		15,8	>11,7	13,0—14,6	16,1	?	13,7	13,6—16,6	
<i>inXII</i>		13,3	9,7	11,8—14,6	11,6	?	11,0	13,0—15,1	
<i>inXIII</i>		13,3	9,1	13,2—16,0	12,0	12,3	14,2	14,5—15,1	
<i>inrm</i>		12,8, 1 и 2-й	10,0, 1-й	10,6—12,5, 2-й	12,0, 2—4-й	11,6, 3-й	11,3, 2-й	11,1—12,6, 2-й	
<i>ihI—I1, % I</i>		35,3	(33,6)	30,6—33,9	30,0	30,5	33,6	27,4—30,6	
<i>ihI—I1, % Ha</i>		67	67	55—62	59	59	67	51—58	
<i>ihI—I1, % AII</i>		~130	?	111—131	102	124	151	156—268	

<i>ih</i> III	?	22,4	?	20,9—22,5	?	22,3	18,7	19,2—21,4
<i>ih</i> 1	14,1	18,9	?	15,4—18,9	?	17,9	14,5	15,4—17,2
<i>ih</i> 2	14,0	?	?	13,3—14,8	?	16,2	13,4	13,1—15,0
<i>ih</i> 7	11,3	?	?	9,3—10,2	?	8,2	8,6	7,4—9,1
<i>ih</i> 8	Нет	Нет	Нет	7,8—8,4	Нет	Нет	7,0	Нет
<i>ih</i> 9	Нет	Нет	Нет	7,0—7,4	Нет	Нет	Нет	Нет
<i>hyp</i> 1, 1	?	?	?	10,5—10,9	?	11,8	12,8	10,0—12,4
<i>hyp</i> 2, 1	?	?	?	11,3—12,9	?	13,0	13,5	12,1—13,7
<i>hyps, h</i>	?	?	?	15,8—17,1	(18,8)	(17,7)	16,4	16,5—20,3

Таблица 5

Сравнение *S. porteousi* и *S. gilli*

Признаки	<i>S. porteousi</i>		<i>S. gilli</i>		Признаки	<i>S. porteousi</i>		<i>S. gilli</i>
<i>SL</i>	(199)	(217)	(363)	318—510	<i>SL</i>	(199)	(217)	(363)
<i>vert</i>	11+15	11+15	11+15	11+15	<i>Пр.А</i>	<i>В</i> или <i>Псл</i>		
<i>D</i>	XIII+13	XIII+13	XIII+13	XIII+13,	<i>wDsm</i>	6,1	5,5	<i>сН</i>
				редко 12, 14	<i>wD</i>	6,2	?	4,8
<i>A</i>	III+7	III+7, или 8	III+7	редко 12, 14	<i>wDXIII</i>	5,3	?	7,9
				III+7,				4,9
<i>P</i>	?	?	18	редко 8	<i>lC</i>	(19—22)	(17—23)	14,8—16,2
				18—19,	<i>fC</i>	(~+11)	(~+11)	+7÷+7
<i>H</i>	(36,0)	(36,1)	(33,9)	редко 20	<i>woP</i>	?	?	10,1
<i>Ha</i>	(23,9)	(24,8)	(23,3)	32,2—37,0	<i>ad</i>	?	?	34,0
<i>h</i>	(10,5)	(8,9)	(8,0)	22,3—23,8	<i>lcap</i>	42,7	?	35,7—39,5
<i>lD</i>	51,6	59,0	53,7	8,0—8,3	<i>lorb</i>	13,4	?	7,4—8,4
<i>lsD</i>	32,4	39,5	33,7	59,1	<i>lr</i>	?	?	8,5—9,0
<i>lrD</i>	19,9	20,0	20,1	40,8	<i>lmax</i>	?	?	18,5—20,0
<i>lA</i>	12,7	11,6	10,1	19,0	<i>lpo</i>	18,2	?	21,1
<i>lsd</i>	15,3	?	13,4	11,7—12,7	<i>sao</i>	1,2	?	1,3
				13,1—13,3	<i>sso</i>	6,7, 0,9	?	4,4, 0,6

<i>p</i> 11	22,5	?	11,0	10,7	<i>ih</i> I—II,	47,0	55,0	49,8	48,9
<i>r</i> 1	?	?	34,9	35,8	% <i>lc</i>	(66)	(86)	(82)	75
<i>r</i> -2	?	?	?	45,0	<i>ih</i> I—II,				
<i>r</i> -3	?	?	46,2	45,5	% <i>Ha</i>				
<i>r</i> -4	?	?	41,6	42,5	<i>ih</i> I—II,	(119)	(113)	(197)	140
<i>r</i> -5	?	?	40,7	40,2	% <i>A</i> II				
<i>r</i> -6	?	?	35,5	38,1	<i>ih</i> III	30,5	28,8	29,0	26,3
<i>r</i> -7	?	?	25,5	35,6	<i>ih</i> I	21,9	25,0	23,2	22,2
					<i>ih</i> 2	18,4	20,1	19,9	18,3
					<i>ih</i> 3	18,1	17,0	17,3	16,7
					<i>ih</i> 4	15,7	15,9	17,9	14,4
					<i>ih</i> 5	12,1	15,5	12,5	13,2
					<i>ih</i> 6	11,6	11,9	9,6	12,6
					<i>hyp</i> 1, <i>l</i>	12,4	?	12,3	13,3
					<i>hyp</i> 2, <i>l</i>	15,1	?	12,2	14,1
					<i>hyp</i> 1, <i>h</i>	?	?	8,8	8,1
					<i>hyp</i> 2, <i>h</i>	?	?	8,8	9,3
					<i>hyp</i> s, <i>h</i>	?	?	20,4	20,2

- Барсуков В. В. Краткий обзор системы подсемейства морских окуней (*Sebasteinae*) // *Вопр. ихтиологии*.— 1981.— Т. 21.— Вып. 1(126).— С. 3—27.
- Барсуков В. В. Соотношение пропорций позвоночника и базалий непарных плавников с пропорциями тела у морских окуней // *Тр. Зоол. ин-та АН СССР*, 1987.— Т. 162.— С. 55—66.
- Барсуков В. В. Пропорции тела, элементов позвоночника и скелета непарных плавников у морских окуней // *Рукопись депонирована в ВИНТИ*.
- Снытко В. А., Федоров В. В. О южных и северных границах ареалов некоторых видов рыб у тихоокеанского побережья Северной Америки // *Изв. ТИНРО*, 1975.— Т. 96.— С. 175—180.
- Alverson D. L., Pruter A. T., Ronholt L. L. A study of demersal fishes and fisheries of the North-eastern Pacific Ocean.— Vancouver: H. R. McMillan Lectures in Fisheries, 1964.— 190 p.
- Carlisle J. G. Results of a six-year trawl study in an area of heavy waste discharge: Santa Monica Bay, California // *Calif. Fish Game*, 1969.— Vol. 55.— N 1.— P. 26—46.
- Carlisle J. G., Turner Ch. H., Ebert E. L. Artificial habitat in the marine environment // *Calif. Fish. Bull.*, 1964.— N 124.— P. 1—93.
- Carlson H. R., Haight R. E. Evidence for a home site and homing of adult yellowtail rockfish, *Sebastes flavidus* // *J. Fish. Res. Bd. Canada*, 1972.— Vol. 29.— N 7.— P. 1011—1014.
- Chen Lo-chai. Systematics, variation, distribution, and biology of rockfishes of the subgenus *Sebastes* (Pisces, Scorpaenidae, *Sebastes*) // *Bull. Scripps Inst. Oceanogr.*, 1971.— N 18.— P. 1—107.
- David L. B. Miocene fishes of Southern California // *Spec. Papers Geol. Soc. America*, 1943.— N 43.— P. I—XIII + 1—193.
- Feder H. M., Tramer C. H., Limbaugh C. Observations on fishes associated with kelp beds in Southern California // *Calif. Fish. Bull.*, 1974.— Vol. 160.— P. 1—144.
- Fitch J. E. Offshore fishes of California // Sacramento, 1958.— 80 p.
- Frey H. W., ed. Sablefish, Pacific hake and Rockfishes // California's living marine resources and their utilization.— Calif. Dep. Fish. Game Resources Agency, 1971.— P. 70—82.
- Haring W. R., Davenport D., Westrheim S. J. G. B. Reed groundfish cruise No 67—1' February 1 to April 24' 1967 // *Fish. Res. Bd. Canada, Techn. Rep.*, 1967.— N 122.— P. 1—56.
- Heinmann R. F. Trawling in the Monterey Bay area, with special reference to catch composition. // *Calif. Fish a. Game*, 1963.— Vol. 49.— N 3.— P. 152—173.
- Hubbs C. L., Schultz L. P. Description of two new American species referable to the rockfish genus *Sebastes*, with notes on related species // *Univ. Washington Publ. Biol.*, 1933.— Vol. 2.— N 2.— P. 15—44.
- Jordan D. S. the fish fauna on the California tertiary // *Stanford Univ. Publ. Univ. ser. Biol. Sci.*, 1921a.— Vol. 1.— N 4.— P. 233—300.— Pls 1—57.
- Jordan D. S. The miocene shore-fishes of California // *Scientific Monthly*. November, 1921b.— P. 459—463.
- Jordan D. S. The fossil fishes of the Miocene of Southern California // *Stanford Univ. Publ. Biol. ser.*, 1925.— Vol. 4.— N 1.— P. 1—51.— Pls 1—21.
- Jordan D. S., Gilbert J. Z. Fossil fishes of Southern California. II. Fossil fishes of the miocene (Monterey) formations // *Stanford Univ. Publ. Univ. ser.*, 1919.— P. 13—60.
- Jordan D. S., Gilbert J. Z. Fossil fishes of Diatom beds of Lompoc, California // *Stanford Univ. Publ., Univ. ser. Febr.*, 1920.— P. 1—45.— Pls 1—XXIX.
- Lea R. M., Fitch J. E. *Sebastes rufinus*, a new scorpaenoid fish from Californian waters // *Copeia*, 1972.— N 3.— P. 423—427.
- Matsubara K. Studies on the Scorpaenoid fishes of Japan. Anatomy, Phylogeny and Taxonomy. I. II.— Tokyo, 1943.— 486 p.

- Miller D. J., Geibel J. J.* Summary of blue rockfish and lingcod life histories; a reef ecology study; and Giant kelp, *Macrosystis pyrifera*, experiments in Monterey Bay, California // Calif. Fish. Bull., 1973.— N 158.— P. 1—137.
- Miller D. J., Gotshall D.* Ocean sportfish catch and effort from Oregon to Point Arguello, California, July 1' 1957.— June 30' 1961 // Calif. Fish. Bull., 1965.— N 130.— P. 1—135.
- Miller D. J., Lea R. N.* Guide to the coastal marine fishes of California // Calif. Fish. Bull., 1972.— N 157.— 235 p.
- Mohr H.* Echolotbeobachtungen über den Einfluss einiger Verhaltensweisen der Fische auf den Fang mit pelagischen Schleppnetzen // Ber. Dtsch. wiss. Komm. Meeresforsch., 1969.— Bd. 20.— Heft 3—4.— S. 256—277.
- Moulton L. L.* Life history observations on the Puget Sound rockfish, *Sebastes emphaeus* (Starks, 1911) // J. Fish. Res. Bd. Canada, 1975.— Vol. 32.— N 8.— P. 1439—1442.
- Phillips J. B.* A review of the rockfishes of California (family Scorpaenidae) // Calif. Fish. Bull., 1957.— N 104.— P. 1—158.
- Phillips J. B.* Life history studies on ten species of rockfish // Calif. Fish. Bull., 1964.— N 126.— P. 1—70.
- Quast J. C.* Some physical aspects of the inshore environment, particularly as it affects kelp-bed fishes // Utilization of kelp-bed resources in Southern California (North W. J., Hubbs C. L., eds), 1968.— Vol. 139.— P. 25—79' 109—142.
- Westrheim S. J. G. B.* Reed groundfish Cruise Reports, 1963—66 // Fish. Res. Bd. Canada Tech. Rep., 1967.— N 30.— P. 1—286.

THE UPPER MIOCENE ROCK FISHES (SCORPAENIDAE, SEBASTINAE) FROM CALIFORNIA

Barsukov V. V.

Summary

Taxonomic revision of the Upper Miocene rock-fishes from California (17 specimens) does not confirm their generic (Jordan, 1920) and subgeneric status (David, 1943). All of them belong to the subgenus *Sebastodes* of the genus *Sebastes* like the majority of the recent species. One of the fossil species *S. devidi* sp. n. is now represented by five descendant species. Each of the six species *S. ineziae*, *S. apostates*, *S. porteousi* reveals a close relationship with one recent species. *S. defunctus* sp. n. is an extinct species. It was not the fourth speciation cycle of the Sebastinae (Barsukov, 1981), but the end of the fifth on that fell to the Upper Miocene. Thus the sixth cycle continued throughout the Pliocene and the seventh one during the Quaternary.

ОСОБЕННОСТИ БИОЛОГИИ КАМЕННОГО ОКУНЯ-ЧЕРНЫ (*EPINERHELUS MORIO*) БАНКИ КАМПЕЧЕ МЕКСИКАНСКОГО ЗАЛИВА

П. Д. Гонсалес

Зоологический институт АН СССР, Ленинград
Центр рыбохозяйственных исследований республики Куба

Интенсификация промысла в некоторых высокопродуктивных районах Мексиканского залива (в частности на банке Кампече) все больше привлекает внимание к изучению степени и характера воздействия промысла на запасы рыб, здесь обитающих, так же как и к разработке мер по построению их рациональной эксплуатации. Отсюда необходимость знать закономерности динамики их численности. Знание основных моментов жизненного цикла, сезонного хода биологических процессов, зависимости основных моментов экологии от абиотических и биотических факторов поможет подойти к разработке научных основ их рациональной эксплуатации.

С теоретической точки зрения большой интерес представляет изучение изменчивости и особенности жизненных циклов тропических рыб, обитающих в относительно стабильных климатических условиях. Сопоставление специфики биологических процессов и комплекса адаптации, свойственных арктическим, бореальным и тропическим видам, поможет выявить общие биологические закономерности и их специфическое проявление среди представителей ихтиофауны разных широт.

В последние два десятилетия в Мексиканском заливе был проведен ряд комплексных исследований, посвященных закономерностям распределения пелагической и донной фауны. В настоящее время Юкатанская платформа является одним из немногих шельфовых полигонов в океане, где в течение ряда лет стандартные рыбопромысловые и океанологические съемки выполняются ежесезонно, и по характеру сведений о биологических и гидрологических факторах, определяющих продуктивность и дальнейшие перспективы рыболовства, этот район является одним из наиболее хорошо изученных во всей центрально-западной Атлантике.

Epinerphelus morio (Valenciennes, 1828), каменный окунь, красный групер, американская черна, красный мерроу (сем. Serranidae) наряду с другими близкородственными видами, известными под

общим названием «групперы», принадлежит к самым обычным элементам придонной ихтиофауны в пределах материковой отмели центрально-западной Атлантики, образуя наиболее значительные промысловые скопления на банке Кампече к северу от полуострова Юкатан и в районе западного побережья полуострова Флорида. Эти два района являются основой ареала черны, где постоянно обитают и размножаются взрослые особи. Воды больших и малых Антильских островов, Багамских и Бермудских островов, а также северного побережья Южной Америки западнее о-ва Тринидад, по-видимому, представляют собой области выселения.

Распределение *E. morio* ограничено главным образом характером грунта и (до некоторой степени) температурой воды у дна. Эта рыба обитает, как правило, на глубинах до 60 м в расщелинах и углублениях дна. Главные естественные убежища для взрослых особей — неровности каменистого дна, а также горизонтальные выступы известняковых плит или края мелких впадин на морском дне. Молодь держится у берегов между камнями или корнями мангровых деревьев (*Rhizophora mangle* Linne).

Черна — рыба высоких пищевых качеств. Она многочисленна в уловах в водах Юкатанской платформы, и тем не менее ее запасы в настоящее время используются еще недостаточно. Кроме того, этот вид представляет исключительный научный интерес благодаря особенностям его размножения.

Вкратце ряд данных по определению возраста и размножении каменного окуня были опубликованы ранее автором (см. Гонсалес, 1982, 1984). Ныне представляется необходимым обобщить все имеющиеся данные по биологии этого вида в одной публикации.

Материал и методика

Материалом для настоящей работы послужили данные, собранные автором в ряде научно-поисковых рейсах, выполнявшихся в рамках программы тематического плана Центра рыбохозяйственных исследований республики Куба по изучению рыбных ресурсов Мексиканского залива. Как правило, ежесезонно выполнялись стандартные промысловые и гидрологические съемки. Всего исследовано около 20 000 особей. Исследования охватывали восточную часть банки (площадью около 50 тыс. квадратных миль), от пролива Юкатан на востоке до 91° на западе. На основе данных по ихтиофауне, распределению бентоса, типов грунта и термическому режиму весь этот район условно разделен на 3 подрайона: А (восточный), В (центральный), С (западный) (рис. 1).

Океанологический режим данного района обусловлен динамикой водных масс и, прежде всего, интенсивностью течения в Юкатанском проливе. Этот режим и биологическая продуктивность формируются и регулируются здесь главным образом под влиянием периодически развивающегося апвеллинга различного происхождения.

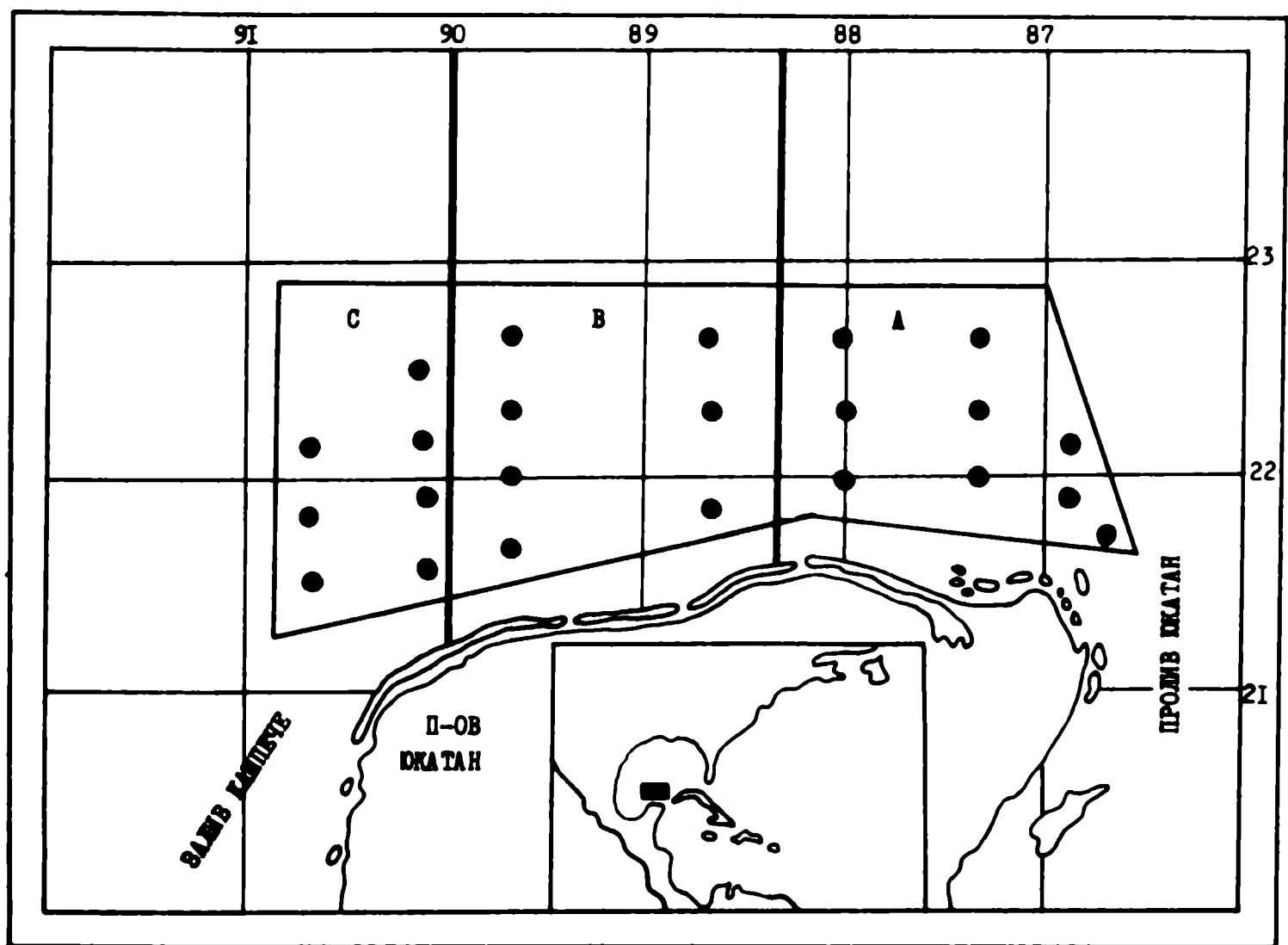


Рис. 1. Схема района исследования на банке Кампече:
А — восточная часть банки, В — центральная, С — западная. Точками обозначено местоположение стандартных биологических станций

Все материалы обработаны согласно методике, принятой в системе Центра рыбохозяйственных исследований. В тексте всюду приводится длина до развилки хвостового плавника. Степень наполнения желудков оценивалась визуально по пятибалльной шкале. Материалом для гистологического анализа развития гонад послужили пробы, взятые у 467 особей разных возрастных групп. Пробы фиксировались в жидкости Буэна. Срезы толщиной 7—10 мкм заключались в парафин через ксилол и окрашивались по методу Маллори. Шкалу для описания сезонных и онтогенетических изменений в развитии гонад вслед за предыдущими исследователями (Smith, 1965; Smith, Young, 1966; Moe, 1969), мы подразделили на 10 гонадических классов: класс 1 — неполовозрелая самка; класс 2 — неактивная половозрелая самка; класс 3 — активная половозрелая самка; класс 4 — отнерестившаяся самка; класс 5 — переходный; класс 6 — неполовозрелый самец; класс 7 — неактивный половозрелый самец; класс 8 — половозрелый созревающий самец; класс 9 — активный нерестящийся самец; класс 10 — отнерестившийся самец (детальное описание каждого класса см. Гонсалес, 1984).

Возраст определялся по заднеподъязычной кости (urohyale). Методика определения возраста разрабатывалась с учетом принципов, описанных в руководствах Чугуновой (1959) и Брюзгина (1969). Кость вываривали в течение 10 мин, затем остатки тканей удаляли щеткой, после чего косточку высушивали на воздухе.

Всего для определения возраста было проанализировано 2000 экз. этой кости.

Для определения среднего роста рыбы были использованы методы Волфорда (Walford, 1946) и Берталанффи (Bertalanffy, 1938).

Плодовитость определялась весовым методом. При этом сопоставлялись пробы взятые из разных участков гонад. Подсчет и измерение ооцитов проводились под биноклем с использованием окуляр-микрометра.

Результаты

Банка Кампече, расположенная на юго-востоке Мексиканского залива, представляет собой обширный шельф, прилегающий к полуострову Юкатан (см. рис. 1). Шельф представлен сравнительно ровной платформой с небольшими перепадами глубин (порядка 10—15 м на 10 миль). Ширина его постепенно увеличивается с запада на восток; к северу от полуострова наибольшая ширина шельфа, ограниченного изобатой 200 м, достигает 120—150 миль. Почти всю акваторию банки занимают соленые воды западной ветви Юкатанского течения, определяя гидрологический режим этого района, что позволяет выделить банку Кампече в особый физико-географический район. Самым важным гидрологическим показателем, влияющим на биологическую продуктивность всего района банки Кампече, является распространение холодных глубинных вод различного происхождения, проникающих на платформу периодически в течение всего года (апвеллинг): 1) локальный апвеллинг орографического происхождения, в самой восточной части банки, тесно связан с флуктуациями Юкатанского течения; 2) апвеллинг сгонного происхождения, на севере центральной части банки, возникает при юго-западных ветрах; 3) апвеллинг вихревого происхождения, в центре циклонического круговорота вод в западной части банки (собственно залив Кампече).

Известно, что контрасты температур, наблюдаемых в районах банки Кампече, залива Кампече и западной части Юкатанского пролива, являются следствием орографического поднятия глубинных вод, которые образуют над западным берегом Юкатанского пролива холодное противотечение выходящее на поверхность в непосредственной близости от берега (Россов и др., 1965; Бессонов, 1971а и др.). Это противотечение имеет чисто локальный характер, являясь частью небольшого круговорота, расположенного на мелководье крайнего юго-восточного угла банки Кампече. Буланенко, Гарсия (1974) установили, что интенсивность выхода холодных продуктивных вод на банку зависит от степени меандрирования левой кромки Юкатанского течения. Максимальный подъем холодных вод наблюдается в процессе перемещения левой границы Юкатанского течения с восточного положения за свалом банки на западное, охватывающее непосредственно часть плато банки.

Влияние Юкатанского течения, проходящего практически через всю акваторию банки с востока на запад, захватывая и мелководную часть, ощущается круглый год. Во многих местах банки рельеф дна влияет на направление течений, вызывая возникновение множества разнонаправленных, различного диаметра круговоротов циклонического характера. Они чередуются с антициклоническими циркуляциями и в зависимости от времени года меняют свое положение вдоль материкового склона. Изменение местоположения циклонов и антициклонов связано с общим изменением характера горизонтальной циркуляции вод.

При нормальных условиях нет резких различий между поверхностной и придонной температурой. Почти повсеместно над банкой температура на поверхности составляет $24\text{—}26^\circ$, а в придонном слое, как правило, $23\text{—}24^\circ$ (до глубины 50 м). В более глубоких участках (до 70 м) придонная температура на $3\text{—}4^\circ$ ниже, однако в зависимости от протока воды температура у дна может очень резко меняться. Так, при усилении Юкатанского течения температура воды заметно понижается, и разность между поверхностной и придонной температуры в разных местах на глубине 50 м достигает иногда $8\text{—}9^\circ\text{C}$.

Придонные температуры ниже 20°C условно принимаются за показатель подъема холодных вод над банкой. Местоположение холодных вод и площадь, которую они занимают, меняются по сезонам и зависят от интенсивности их проникновения. Чем интенсивнее поступают холодные воды из Юкатанского пролива, тем далее к западу они проникают и тем больше акватория, занятая этими водами. Холодные водные массы могут иногда распространяться над платформой банки Кампече от Юкатанского пролива до 90° з.д. От сезонных вариаций в проникновении холодных вод на банку зависит распространение теплолюбивых придонных рыб. По всей вероятности, при усилении апвеллинга и снижении температуры воды у дна на Юкатанской платформе те придонные рыбы, которые способны совершать относительно быстрые перемещения, покидают район проникновения холодных вод, смещаясь в более южные районы или в прибрежную зону. Рыбы же, не способные на такие перемещения, не покидают район проникновения холодных вод, но перестают вести активный образ жизни. Черна в это время, по-видимому, перестает активно питаться и поэтому редко попадает на ярус.

Зависимость распределения *E. morio* от придонной температуры обнаружена уже при первичном обобщении результатов. Например, в марте 1974 г. вдоль всего склона полуострова Юкатан отмечался интенсивный подъем глубинных вод. В это время изотерма 20°C и ниже своим очертанием повторяла линию контура платформы, проникая на запад в прибрежные участки до глубины 20 м. Придонные воды с температурой около 20°C , по всей вероятности, почти достигли 90° з. д., и занимали почти всю акваторию восточной части банки от края континентального шельфа до при-

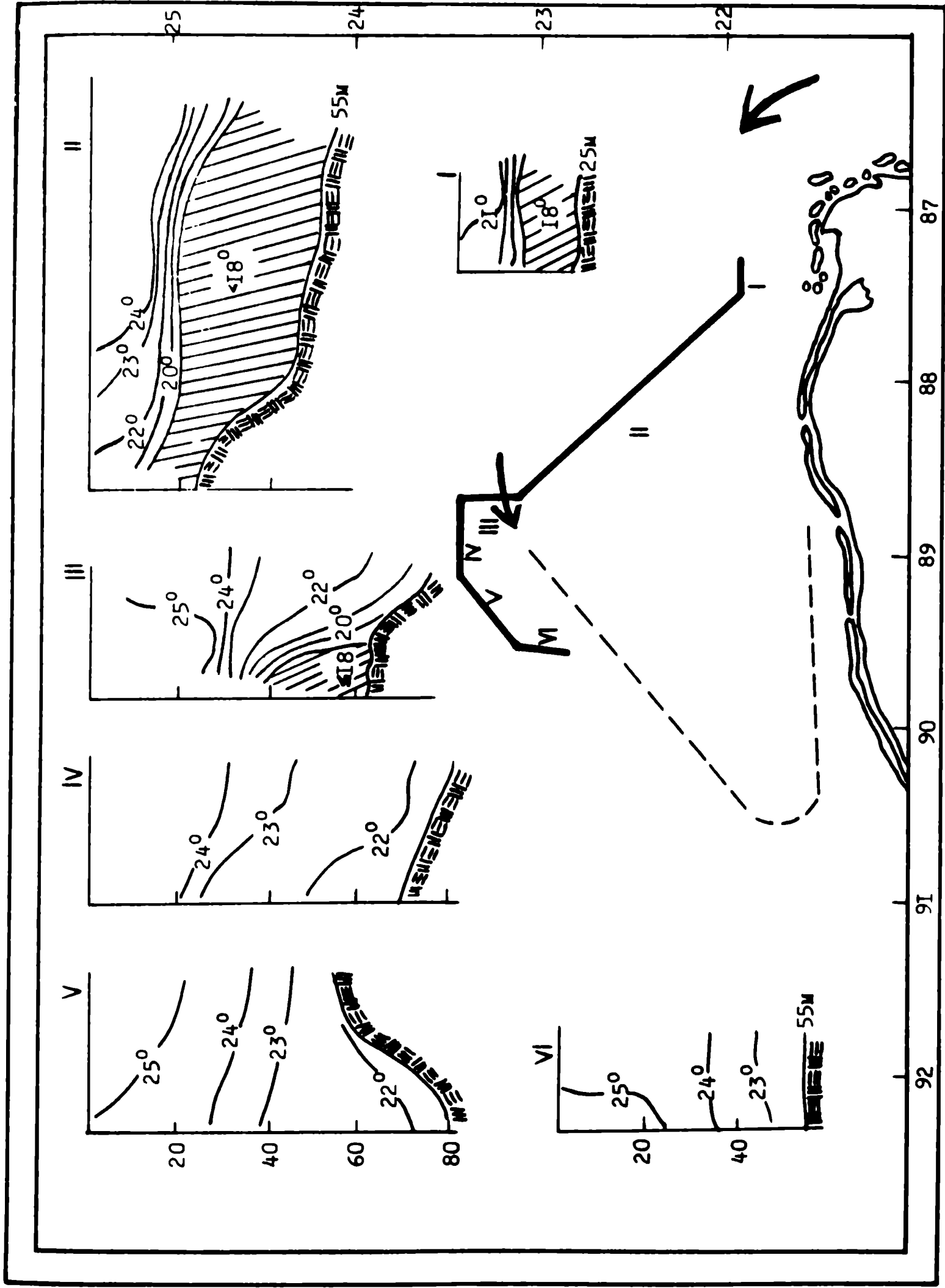


Рис. 2. Подъем холодных глубинных вод вдоль склона возле п-ова Юкатан в конце марта 1974 г.
(по Гарсия, 1974)

Цифрами I—VI обозначены места снятия показателей температуры

брежных вод (рис. 2). Термика придонных вод почти на всей банке сильно отличалась от обычной для этого сезона. Практически по всей банке уловы черны были в 5—6 раз ниже обычного. По-видимому, в этот период вид был равномерно распределен по всей банке или оттеснялся в прибрежные участки (в пределы территориальных вод) проникающими на платформу холодными водами.

E. morio — вид с продолжительным жизненным циклом, многократным нерестом и большой амплитудой размерного ряда. Вся промысловая популяция черны разбита нами на 3 группы особей: мелкие (меньше 46 см длиной), средние (46—60) и крупные (больше 60 см). Первая группа объединяет преимущественно неполовозрелых особей в возрасте до 5—6 лет; вторая — половозрелую часть популяции, в основном в возрасте 6—11 лет, составляющую основную долю уловов; третья — старейшую, очень медленно растущую часть популяции в возрасте старше 11 лет. Размерно-возрастной состав *E. morio* в различных частях банки заметно отличается. В самой восточной части банки (зона А) самые крупные особи максимальной длиной до 85 см в возрасте до 32 лет встречаются чаще, преобладая в уловах в течение всего года на глубинах свыше 50 м. Особи средних размеров более многочисленны в центральной части банки (зона В) — на глубинах 35—50 м. Во все сезоны максимальная численность мелких неполовозрелых особей наблюдается в самой западной части банки (зона С), на глубинах 20—35 м, куда личинки черны уносятся течениями. Некоторое количество молоди в течение всего года отмечается в прибрежных участках всех трех зон.

Таким образом, молодь черны переходит к придонному образу жизни в прибрежных водах (в территориальной зоне Мексики), появляясь затем в западной части отмели, откуда по мере роста и достижения полового созревания постепенно перемещается в восточном направлении и на большие глубины, вступая в промысловое стадо при длине 35—45 см и возрасте 4—6 лет.

Среди рыб, жизнедеятельность которых связана с рифовыми грунтами, некоторые более активны днем, некоторые — ночью. Суточная ритмика питания черны представляет интерес не только с биологической, но и с экономической точки зрения, для уточнения оптимальных часов ловли. Поскольку этот вид ловится на ярус, то суточная динамика уловов находится в прямой связи с интенсивностью питания. Особи начинают активно питаться утром, достигая максимума около 8 ч. После 10 ч интенсивность питания резко падает до минимума в 14 ч. После 18 ч особи начинают снова активно питаться и к 20 ч интенсивность питания достигает вечернего максимума. После этого особи начинают снова менее активно питаться (рис. 3). Возможно, днем, а также и ночью взрослые особи проводят большую часть времени в расщелинах и углублениях дна, захватывая лишь те организмы, которые оказываются

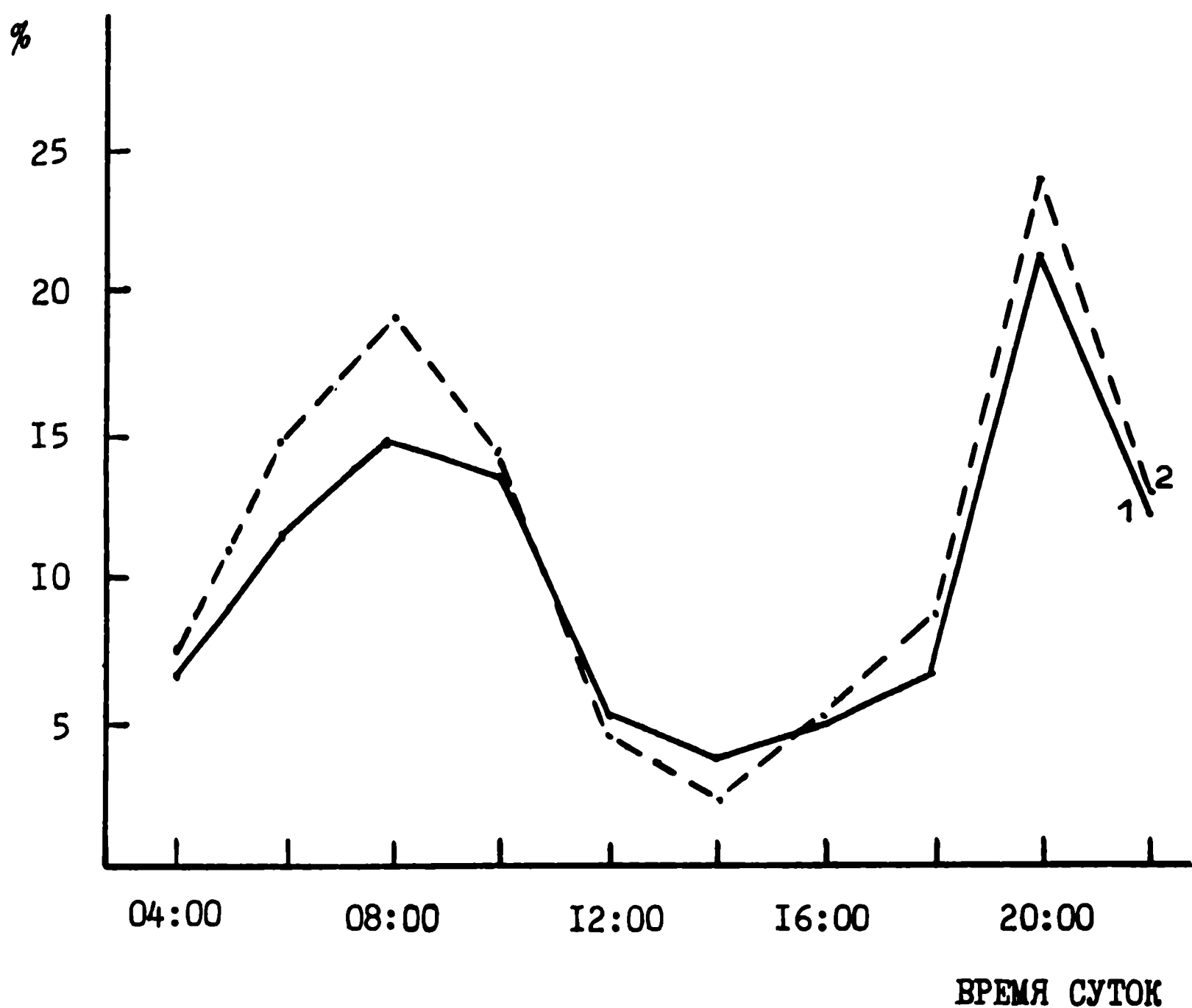


Рис. 3. Зависимость уловов *E. morio* от времени суток:

1 — количество пойманных экземпляров, 2 — вес уловов

вблизи укрытий. С утренним, а также и вечерним наступлением сумерек они выходят из укрытий в поисках пищи.

Черна — рыба с довольно широким спектром питания, неспециализированный хищник, способный питаться любыми доступными по размерам организмами. Как правило, особи всасывают свою добычу на прямом быстром броске и глотают ее целиком, обычно мало повреждая. Это благоприятствует качественному и количественному изучению состава их пищи по содержимому желудков, однако у *E. morio* при быстром подъеме на поверхность с глубины свыше 20 м отмечается отрывивание пищи, вплоть до того, что желудок выворачивается наружу, и это очень мешает изучению их питания.

Основным объектом питания *E. morio* служат ракообразные из семейства Penaeidae и отрядов Brachyura и Stomatopoda, составляющие около 75% рациона, затем идут рыбы — 23% и моллюски — 2%. Однако роль отдельных объектов питания может изменяться в зависимости от района обитания, его кормовой базы и размера особей. Так, в зоне С — местообитания преимущественно неполовозрелой молодежи — в питании доминируют креветки и молодь различных видов рыб (по весу — до 60% рациона). Ши-

рокий спектр питания дает возможность *E. morio* полнее использовать кормовую базу банки Кампече и является важной предпосылкой для достижения им высокой численности.

Возраст черны был определен по заднеподъязычной кости (игонхуале), где возрастные отметки хорошо видны. Хорошо известно, что в умеренной зоне изменение температуры в течение года является одной из важнейших причин, влияющих на скорость роста прямо, путем усиления или замедления обмена веществ, или косвенно — через изменения в обеспеченности пищей. Существуют различные объяснения причин влияющих на периодичность роста у тропических рыб, иногда противоречивые. Некоторые авторы (Hair, 1949; Seshappa, Bhimachar, 1951) считают одной из возможных причин сезонные изменения в обеспеченности пищей, связанные, в частности, с влиянием муссонов на биопroduкцию. Установлено также (Chevey, 1933 цит. по: De Sylva, 1963 и по: Скорняков, 1964), что снижение температуры воды всего лишь на 4—5° может оказаться достаточным, чтобы вызвать замедление роста рыб и появление колец на чешуе. Тем не менее некоторые авторы (Mohr, 1921) вообще отрицают влияние внешних условий среды на скорость роста рыб в тропической зоне. Многие рассматривают периодичность роста как врожденный физиологический ритм (Mohr, 1921; Brown, 1946; Menon, 1950' 1953; Липская, 1966; Овен, Салехова, 1970).

Возникновение отметок роста

Момент закладки годовой зоны роста у *E. morio* был определен путем наблюдений за величиной нового прироста (после последней годовой зоны роста) на заднеподъязычной кости в течение года. В те месяцы, когда происходила закладка зоны роста, новый прирост на кости был минимальным. Измерения приростов кости, т. е. расстояния от последней годовой зоны роста до края кости, были объединены по месяцам и возрастным группам (с третьей по десятую), после чего были вычислены средние приросты по месяцам для каждой возрастной группы. Точность этого измерения уменьшается по мере того, как прирост убывает, и во избежание погрешностей у особей старше 10 лет приросты не измеряли.

На рис. 4 и 5 показан момент завершения предыдущего и начало нового прироста для каждого возраста в отдельности и для всех 10 возрастных групп вместе. Годовые зоны роста на игонхуале образуются с марта по июнь, чаще всего в апреле. Таким образом, закладка годовой зоны роста по времени совпадает с периодом наиболее интенсивного размножения данного вида на банке (см. далее), т. е. образование годовых зон на игонхуале у черны можно считать не столько результатом изменений температуры воды, сколько следствием врожденного физиологического ритма. К этому времени при прекращении интенсивного проник-

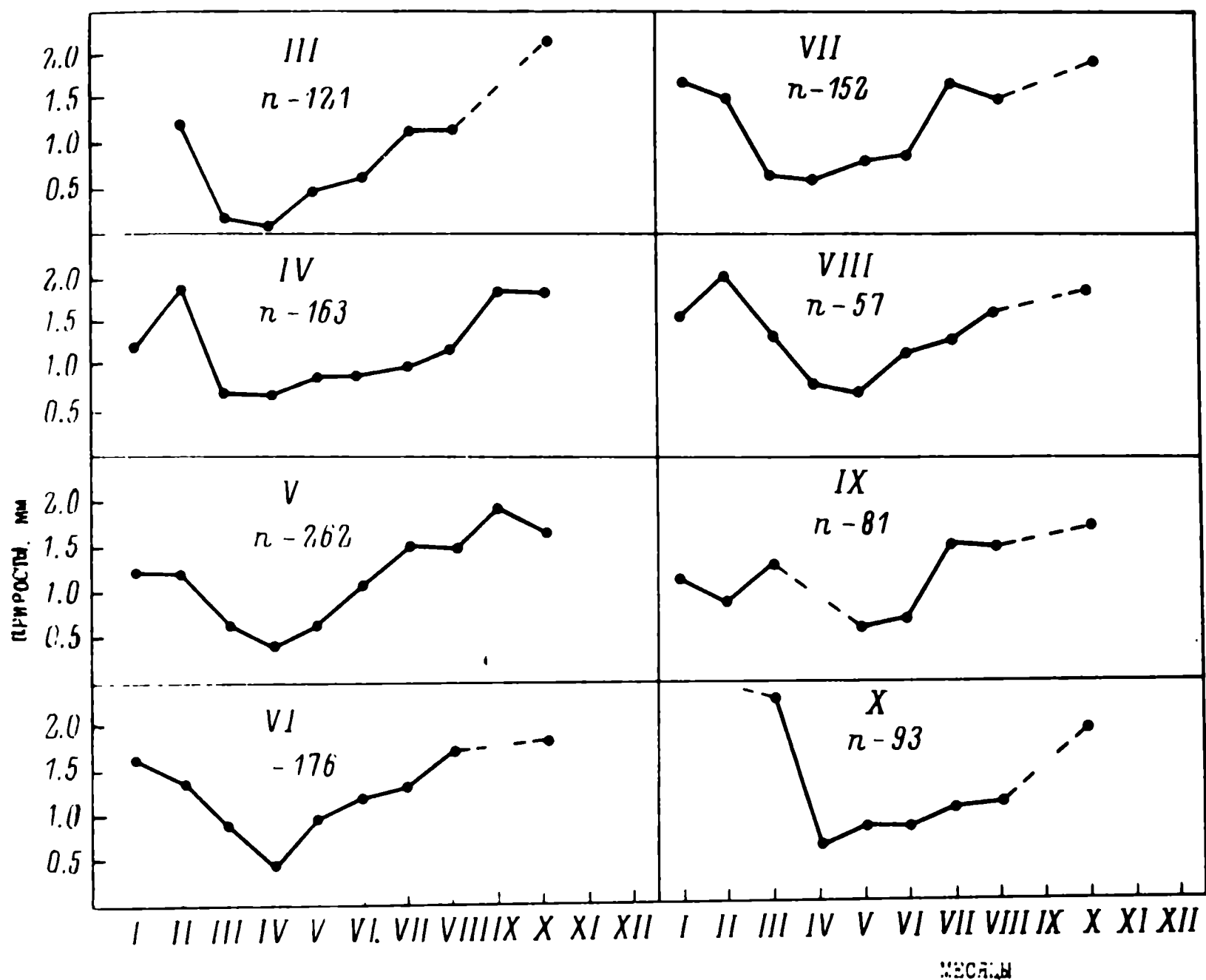


Рис. 4. Момент завершения предыдущего прироста кольца (мм, ось ординат) и начало закладки нового годового кольца игуаляе по месяцам (ось абсцисс) у рыб с III по X возрастную группу

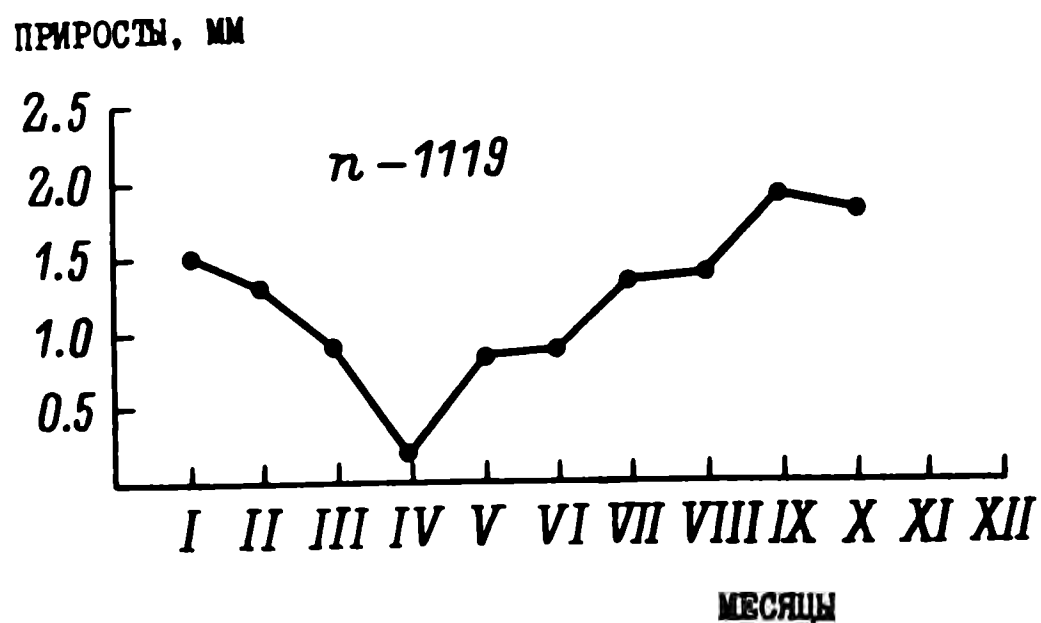


Рис. 5. Момент завершения предыдущего прироста кольца (мм, ось ординат) и начало закладки нового годового кольца игуаляе по месяцам (ось абсцисс) для всех возрастных групп вместе

новения холодных глубинных вод над банкой, устанавливаются наивысшие придонные температуры.

Наблюдения за приростами заднеподъязычной кости *E. morio* в различные месяцы свидетельствуют о том, что в течение года на кости закладывается только одна зона роста.

Темп роста

Асимптотическая длина и скорость роста были вычислены с помощью уравнения роста Берталанффи (Bertalanffy, 1938):

$$L_t = L_{\infty} [1 - e^{-K(t-t_0)}],$$

где L_t — длина в возрасте t , L — асимптота роста на кривой длин, e — основание натурального логарифма, K — скорость изменения увеличения прироста, t — возраст рыб, t_0 — теоретическое начало кривой роста, когда рост полностью описан.

Графическое изображение этого уравнения представлено на рис. 6.

В целом для *E. morio* характерен довольно медленный линейный и весовой рост. Однако специфической особенностью этого вида является его быстрый рост в первые годы жизни, до 4 лет, затем он снижается. К концу первого года особи достигают длины около 200 мм, что составляет примерно 25% максимальной длины рыб; до 4—6 лет ежегодный прирост составляет 50—60 мм, сразу после 7 лет он снижается до 20—30 мм, а в возрасте 13—14 лет — до 10 мм и остается таким в дальнейшем до максимального возраста — 32 года. Эти результаты совпадают с данными, полученными Моэ (Моэ, 1969) при изучении роста данного вида у берегов

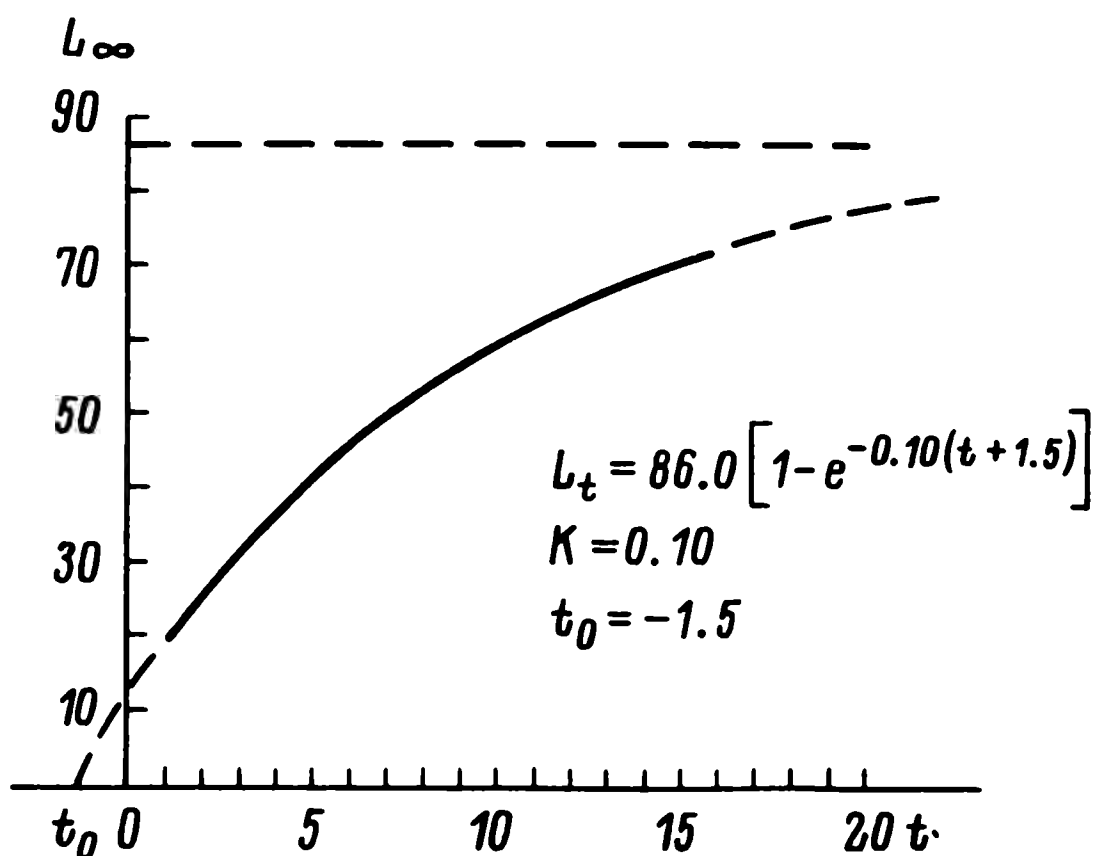


Рис. 6. Предельная длина и темп роста *E. morio* с банки Кампече по Берталанффи

Флориды. Рост *E. morio* замедляется, возможно, при той длине и в том возрасте особи, когда она достигает половозрелости. В этот период происходит перемещение молодняка в более глубокие слои воды.

Весовые приросты быстро увеличиваются до 6-летнего возраста, затем, после достижения рыбой половой зрелости, сохраняются на высоком уровне до 11-летнего возраста, после чего с массовой сменой пола быстро уменьшаются к 13-летнему возрасту и в дальнейшем изменяются мало.

Размножение

Из всех позвоночных рыбы, безусловно, проявляют наибольшую лабильность в отношении дифференцировки пола. Для ряда видов из различных семейств Teleostei, притом обитающих в разных условиях, гермафродитизм — нормальный способ размножения. У некоторых из них мужские и женские половые органы функционируют одновременно. У других на протяжении жизненного цикла происходит замена одного пола другим (см. Гонсалес, 1984).

Черна относится к рыбам с протогинией — одним из видов онтогенетического нефункционального гермафродитизма, широко распространенного среди представителей семейства Serranidae. При данном типе гермафродитизма гонады не разделены на мужские и женские участки, и самооплодотворение исключено, тем не менее смена пола происходит. Развитие гонад у них протекает по схеме: неполовозрелые гермафродиты — гермафродиты, функционирующие в качестве самок — инверсия пола — самцы.

В адаптивном значении гермафродитизма во всех его многочисленных вариантах как механизма, позволяющего поддерживать в популяции оптимальное соотношение полов, сомневаться не приходится. В частности, протогиния с ее соотношением полов, сдвинутым в сторону преобладания самок на младших возрастах, направлена на увеличение скорости воспроизводства в крайне неблагоприятных для него условиях, на увеличение степени использования пищевых ресурсов, на воспроизводство в силу постоянного избытка самок среди наиболее многочисленных возрастных групп. Соотношение полов в промысловой части популяции, причины и биологическое значение его изменений в отдельных размерных и возрастных группах видоспецифичны, являются приспособительным свойством.

Среди мелких и средних рыб в возрасте 5—13 лет повсеместно значительно преобладают самки (83%), а среди крупных в возрасте 24—32 лет самцы (90%). Как правило, самцы начинают встречаться довольно часто у особей длиной более 60 см, в возрасте 15 лет. При длине 65—75 см их число примерно равно числу самок, а при большей длине преобладают самцы. Тем не менее самцы встречаются и среди особей наименьших размеров, т. е. смена пола может происходить в самом разном возрасте и при разной

длине тела, в том числе сразу же после первого участия в размножении в качестве самки.

Первое половое созревание наблюдается у большинства особей в основном при длине 40—45 см, в возрасте 6 лет, изредка с 3-летнего возраста при длине 35 см. Наличие атретических фолликулов в гонадах самок 11 класса (неактивная половозрелая самка) указывает на то, что особи могут функционировать несколько раз в качестве самки, перед тем как перейти в стадию самца. Инверсия пола у данного вида необратима, самцы не могут снова стать самками.

Черна — рыба с длительным состоянием покоя яичников и быстрым вителлогенезом. Половые железы самок находятся во 2-й стадии зрелости (неактивные самки, класс 2) практически в течение 5—6 месяцев, с июня по ноябрь. К этому времени происходит резорбция невыметанных икринок, пустых фолликулов и совершается процесс смены пола у тех особей, у которых он был намечен. Моэ (Моэ, 1969) предполагает, что у отдельных особей икра в конце зимы может приостанавливаться в развитии на 4-й стадии в течение 1—2 месяцев, и массовое размножение этих особей происходит весной. Еще Смит (Smith, 1965) наблюдал, что полное созревание икры у близкого вида *Cephalopholis fulvus* Linnaeus происходит незадолго до наступления икрометания, возможно за несколько часов. Гистологический анализ гонад подтверждает эту возможность у *E. morio*, так как большинство ооцитов на последних этапах 4-й стадии развития были обнаружены лишь в гонадах тех особей, которые только что размножались (класс 4).

Особи превращающиеся из самки в самца чаще встречаются летом. По-видимому, смена пола у большинства особей начинается сразу же после нереста. Возможно, эндокринологическое равновесие, возникающее после окончания вителлогенеза и вымета икринок, благоприятствует смене пола.

Была сделана попытка определить основные районы и сроки нереста, изучая степень зрелости гонад на основе микроскопического анализа сезонного распределения гонадических классов во всех 3 зонах (А, В, С), на которые условно разделен район работы (рис. 7), Районы и сроки нереста определялись по наличию рыб с текущими или близкими к течучести гонадами. Однако, принимая во внимание чрезвычайно редкую встречаемость текущих рыб, было учтено и количество рыб с гонадами четвертой стадии зрелости (класс 3 у самок и 7, 8 и 9 у самцов).

Преобладание рыб с гонадами 3 класса (4 стадии зрелости), указывает на то, что половые продукты этих самок вполне созрели и перед выметом они должны пройти лишь стадию овуляции. Так как овуляция, как предполагается, протекает перед самым нерестом, и поскольку этот вид не совершает быстрых перемещений, то присутствие самок 3 класса — активная половозрелая самка (преднерестовая) свидетельствует о том, что нерест проис-

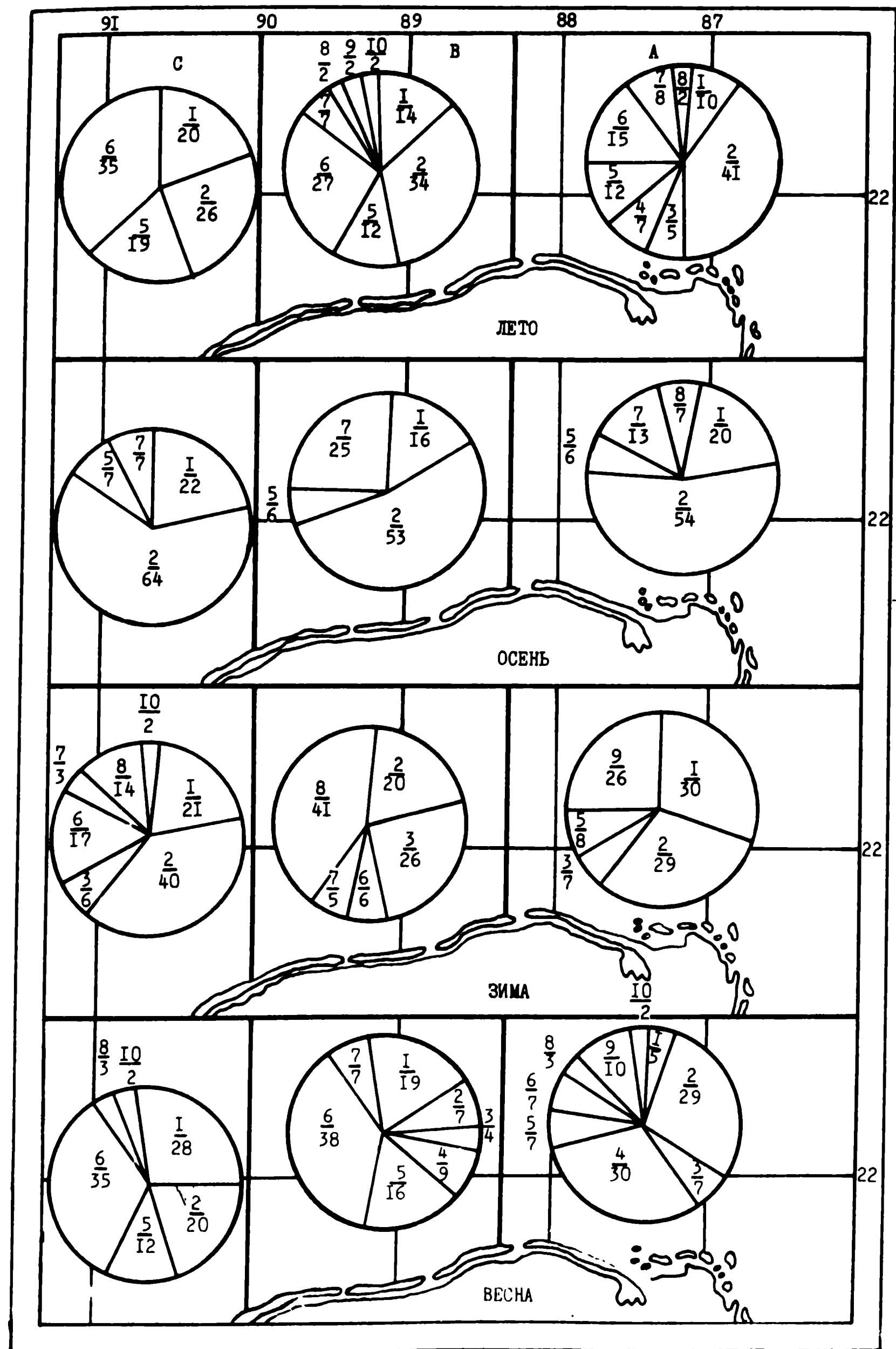


Рис. 7. Распределение особей разных гонадических классов по районам и сезонам, в процентах

В числителе — гонадический класс, в знаменателе — количество найденных особей

ходит в том районе, откуда была взята проба, либо в непосредственной близости от него.

Среди самок самый большой процент половозрелых особей 3 класса (преднерестовые) наблюдался весной и зимой в зонах А и В. Отнерестившиеся самки встречались лишь весной и в начале лета в зоне А. Среди самцов нерестящиеся особи (класс 9) встречались лишь весной и в конце зимы в зоне А.

Таким образом, массовый нерест черны на банке происходит весной, в марте—мае (вероятно, с пиком в апреле) на восточном участке (зона А). Этот район характеризуется повышенной биологической продуктивностью по сравнению с окружающими водами, богатой кормовой базой и наличием постоянного течения, направленного на запад, которое обеспечивает разнос икринок и личинок по направлению к заливу Кампече (основному району обитания молоди большинства придонных рыб Юкатанской платформы) и препятствует их рассеиванию по всему Мексиканскому заливу. Как исключение, отдельные особи могут нереститься и на других участках банки, за пределами основного нерестового района, и раньше или позднее основных сроков нереста — либо в конце зимы, либо в начале лета.

Степень проникновения на банку Кампече холодных глубинных вод из пролива Юкатан может влиять на сроки массового нереста *E. morio*. В 1974 г., когда проникновение холодных вод было особенно сильным и многократным, подход рыбы к местам нереста был растянут, а часть половозрелых особей, по-видимому, вообще не участвовала в нересте.

Плодовитость *E. morio* банки Кампече была определена весовым методом по гонадам 17 самок 4-й стадии зрелости. Пришлось ограничиться столь малым материалом ввиду того, что особи с гонадами на 4-й стадии зрелости встречаются очень редко, так как она проходит очень быстро, возможно, за несколько часов до нереста.

Плодовитость *E. morio* варьирует в широких пределах, среднее количество икринок составило 2312 тыс. с колебанием от 205 до 7235 тыс.

Заключение

Основной причиной изменчивости биомассы и численности *E. morio* в различных зонах банки Кампече является распространение холодных глубинных вод (апвеллинг), проникающих на банку в течение всего года, с интенсивностью, по-видимому, возрастающей от зимы к лету.

Черна — вид с продолжительным жизненным циклом, многократным нерестом и большой амплитудой размерного ряда. Основу промысловой части популяции составляют особи длиной 35—85 см в возрасте от 5 до 32 лет. Судя по размерно-возрастной структуре

стад, для черны характерны лишь незначительные флуктуации, что указывает на постоянство выживаемости ее личинок и мальков.

Суточная динамика уловов находится в прямой связи с интенсивностью питания. Особи *E. morio* начинают интенсивнее питаться по мере наступления светлого времени суток, достигая утреннего максимума к 8 ч. Интенсивность питания резко падает к 14 ч. Вечерний максимум достигается к 20 ч.

У *E. morio* на заднеподъязычной кости образуется одна зона роста в течение года, которая закладывается с марта по июнь, чаще всего в апреле. Закладка ее по времени совпадает с нерестовым периодом, что дает основание считать образование годовых зон на *igohuale* не столько результатом изменений температуры воды, сколько следствием врожденного физиологического ритма.

У черны развитие гонад протекает по протогинической схеме: неполовозрелые гермафродиты — гермафродиты, функционирующие в качестве самок (функциональные самки) — инверсия пола — самцы. Половой зрелости самка достигает обычно в возрасте 6 лет при длине тела 40—45 см и лишь изредка с 3-летнего возраста при длине 35 см. У большинства особей смена пола наблюдается летом и осенью, чаще летом. Самцы начинают встречаться довольно часто у особей длиной более 60 см в возрасте 15 лет. В возрасте 24—32 лет самцы преобладают над самками (90%).

ЛИТЕРАТУРА

- Бессонов Н. М., Гонсалес О. О причинах изменений продуктивности вод Мексиканского залива // Советско-кубинские рыбохозяйственные исследования, 1971а.— Вып. 3.— С. 54—63.
- Брюзгин В. Л. Методы изучения роста рыб по чешуе, костям и отолитам.— Киев: Наукова думка, 1969.— 186 с.
- Буланенко С. К., Гарсия К. Влияние атмосферной циркуляции на подъем глубинных вод в восточной части банки Кампече // Советско-кубинские рыбохозяйственные исследования, 1974.— Вып. 4.— С. 34—42.
- Липская Н. Я. Об особенностях роста рыб в тропической зоне океана // Экологическая морфология исследованных нектонных животных.— Киев: Наукова Думка, 1966.— с. 111—116.
- Овен Л. С., Салехова Л. П. Рост и размножение некоторых морских тропических рыб // Биология моря, 1970.— Вып. 21.— С. 245—266.
- Россов В. В., Беляков Ю. М., Михайлов Н. Н. Предварительные результаты гидрологических и гидрохимических исследований НПС «Академик Ковалевский» в Мексиканском заливе и Карибском море.— Киев: Гидрофизик, 1965.— С. 96—115.
- Чугунова Н. И. Руководство по изучению возраста и роста рыб.— М.—Л.: Изд-во АН СССР, 1959.— 164 с.
- Bertalanffy L. von. A quantitative theory of organic growth // Human Biol., 1938.— Vol. 10.— P. 181—213.
- Brown M. The growth of the brown trout (*Salmo trutta* L.) I. Factor influencing the growth of trout fry // J. Exper. Biol., 1946.— Vol. 22 (3—4).— P. 81—93.
- Chevey R. The method of reading scales and the fish of the intertropical zone // Proc. Pacific. Sci. Congr., 1933.— N 5.— P. 3817—3829.
- DeSylva D. P. Systematics and life history of the great barracuda, *Sphyrna barracuda* (Walbaum) // Stud. trop. Oceanogr., 1963.— Vol. 1.— P. 1—179.
- Hair R. V. The growth rings on the otoliths of the oil sardine, *Sardinella ongiceps* Cuv. et Val. // Curr. Sci., 1949.— Vol. 18.— N 1.— P. 21—33.

- Menon M. D.* The use of bones, other than Otoliths in determining the age and growth-rate of fishes // *J. Cons.*, 1950.— Vol. 16.— N 3.— P. 311—340.
- Menon M. D.* The determination of age and growth of fishes of tropical and sub-tropical waters // *J. Bombay Nat. Hist. Soc.*, 1953.— Vol. 51.— N 3.— P. 21—53.
- Moe M. A. Jr.* Biology of the red grouper *Epinephelus morio* (Valenciennes) from the eastern Gulf of Mexico // *Proff. Pap Ser. Fla. Dep. Nat. Resourc.*, 1969.— Vol. 10.— P. 1—95.
- Mohr E.* Altersbestimmungen bei tropischen fischen // *Zool. Anzeigen.*, 1921.— Vol. 53.— N 11.— S. 87—95.
- Seshappa G., Bhimachar B.* Age determination studies in fishes by means of scales with special reference to the Malabar sole // *Curr. Sci.*, 1951.— Vol. 20.— P. 63—79.
- Smith C. L.* The patterns of sexuality and the classification of Serranid fishes // *Amer. Mus. Novitates*, 1965.— N 2207.— 20 p.
- Smith C. L., Young P. H.* Gonad structure and the reproductive cycle of the kelp bass, *Paralabrax clathratus* (Girard), with comments on the relation-ships of the serranid genus *Paralabrax* // *Calif. Fish. and Game*, 1966.— Vol. 52.— N 4.— P. 283—292.
- Walford L. A.* A new graphic method of describing the growth of animals // *Biol. Bull.*, 1946.— Vol. 90.— N 2.— P. 141—147.

LIFE HISTORY OF EPINEPHELUS MORIO OF THE KAMPECHE BANK OF THE GULF OF MEXICO

Gonsales P. D.

Summary

The main results of the author's research into life history of *Epinephelus morio* from the Kampeche bank of the Gulf of Mexico are summarized. Population size and age structure, type of growth reproduction, feeding and behaviour have been studied. Distribution patterns of its assemblages in different parts of the bank related to hydrological conditions are analyzed. Seasonal periodicity in the chief biological indices determined both by the changes in the enviromental conditions and by the internal physiological rhythm characteristic of this species is shown.

ОТОЛИТЫ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ ЛИПАРИД (SCORPAENIFORMES: LIPARIDIDAE) БАРЕНЦЕВА МОРЯ

Н. В. Чернова

Мурманский морской биологический институт Кольского филиала
АН СССР, Дальние Зеленцы

Отолиты имеют немаловажное значение для определения видов рыб в остатках переваренной пищи из желудков хищников, а также в ископаемом состоянии. В настоящей работе приведены описания отолитов нескольких видов баренцевоморских липарид.

Материал и методика

Описаны сагиттальные отолиты европейского липариса *Liparis liparis* (L.) ($n = 31$), *L. tunicatus* Reinhardt, 1837 ($n = 1$), горбатого липариса *L. gibbus* Bean, 1881 ($n = 60$), чернобрюхого липариса *L. fabricii* Kröyer, 1847 ($n = 60$), карепрокта Рейнгардта *Careproctus reinhardti* Kröyer, 1862 ($n = 30$), добытых в различных районах Баренцева моря. Рыб некоторое время фиксировали в формалине (4—6%), затем переводили в 70° этанол. Отолиты просветляли в глицерине и фотографировали с помощью МФН-5. Контурные рисунки изготовляли с негативов. Структура поверхности отолитов выявляется только при подкрашивании их ализариновым красным в слабо щелочной среде. Терминология и схема описания взяты из работ Юро (Hureau, 1962), Юхова (1982), Стайна и Фича (Stein, Fitch, 1984).

Результаты и обсуждение

Европейский липарис: возраст до 4 лет, длина *SL* до 152 мм. До недавнего времени этот вид в водах северо-восточной Атлантики и Арктики смешивали с *L. gibbus* и *L. tunicatus* (Able, 1984; Чернова, 1985), поэтому изображения отолитов «*L. liparis*» (Nolf, 1977; Morgow, 1979; Stein, Fitch, 1984) не сопровождающиеся указанием на точное местонахождение материала могут не принадлежать европейскому липарису. Фрид (Fryd, 1901) изобразил сагитты балтийского подвида *L. l. barbatus* (как *L. vulgaris*).

Отолит (возраст до 3 лет) продольно удлинён, его длина (l) превышает ширину (d) в 1,5—1,6 раза (рис. 1). Латеральная поверхность отолитов (как и у всех последующих видов) гладкая, куполообразная, медиальная — почти плоская, слабо выпуклая лишь вдоль продольного гребня. Рострум отчетливо выражен и по длине составляет примерно $1/3 l$ (рис. 1, а—г и 1, е—ж, вклейка). Антирострум достаточно выражен и широко закруглен. Incisura (выемка между рострумом и антирострумом) сравнительно неглубокая. Sulcus (желоб на внутренней поверхности отолита) открыт на всем протяжении и доходит до septum inter posterior (вырезки в задней области отолита, отделяющей дорсальный край от вентрального). Остиум широкий и довольно длинный (примерно $1/3 l$). Collum (суженная часть сулькуса) расположен за передней третью желоба. Верхний гребень почти не выражен, нижний гребень более или менее развит. В задней области отолита гребни довольно значительно расходятся в стороны, между ними имеется треугольная скошенная площадка. Отолиты рыб 4-летнего возраста имеют почти правильную овальную форму (рис. 1, д и 1, з, вклейка): рострум, антирострум и incisura не выражены.

L. tunicatus: возраст 3+, длина SL — 113 мм, TL — 131 мм. Отолит продольно удлинён, $l/d = 1,7$ (рис. 2). Медиальная поверхность отчетливо выпукла вдоль нижнего гребня и скошена по краям. Дорсальный край почти параллелен вентральному и отделен от него в задне-нижней области отолита вырезкой (septum inter posterior). Рострум резко выражен, конусовидный, его длина составляет примерно $1/3 l$. Антирострум довольно крупный и отделен от рострума широкой выемкой (incisura). Сулькус с широким и коротким ($1/4 l$) остиумом, открыт на всем протяжении и доходит до septum inter posterior. Collum расположен за передней четвертью желоба. Верхний гребень почти не выражен. Нижний гребень хорошо развит, с крутым вентральным склоном. В задней трети отолита гребни идут почти параллельно друг другу.

Г о р б а т ы й л и п а р и с: возраст до 7 лет, длина SL до 18,5 см. Форма отолита существенно зависит от длины рыбы. У особей в возрасте 1+ отолиты более или менее округлы, $l/d = 1,2—1,4$ (рис. 3, а). Медиальная поверхность уплощенная. Дорсальный край округлый и отделен от вентрального неглубокой вырезкой. Рострум хорошо выражен, широко закруглен, его длина не превышает $1/4 l$. Область антирострума сглажена. Incisura широкая. Сулькус открыт на всем протяжении, короткий (на $1/3 l$ не доходит до заднего края отолита). Остиум узкий и короткий ($1/7—1/8 l$), collum сдвинут к началу желоба. Верхний и нижний гребни не выражены. У рыб в возрасте 2+ отолит приобретает несколько иную форму (рис. 3, б). У отолитов в возрасте 3+ и старше область антирострума заметно выступает из верхнего профиля (рис. 3, г), отолит приобретает форму, сходную с треугольной. Остиум узкий и довольно глубокий ($1/4 l$). В области коллюма над желобом

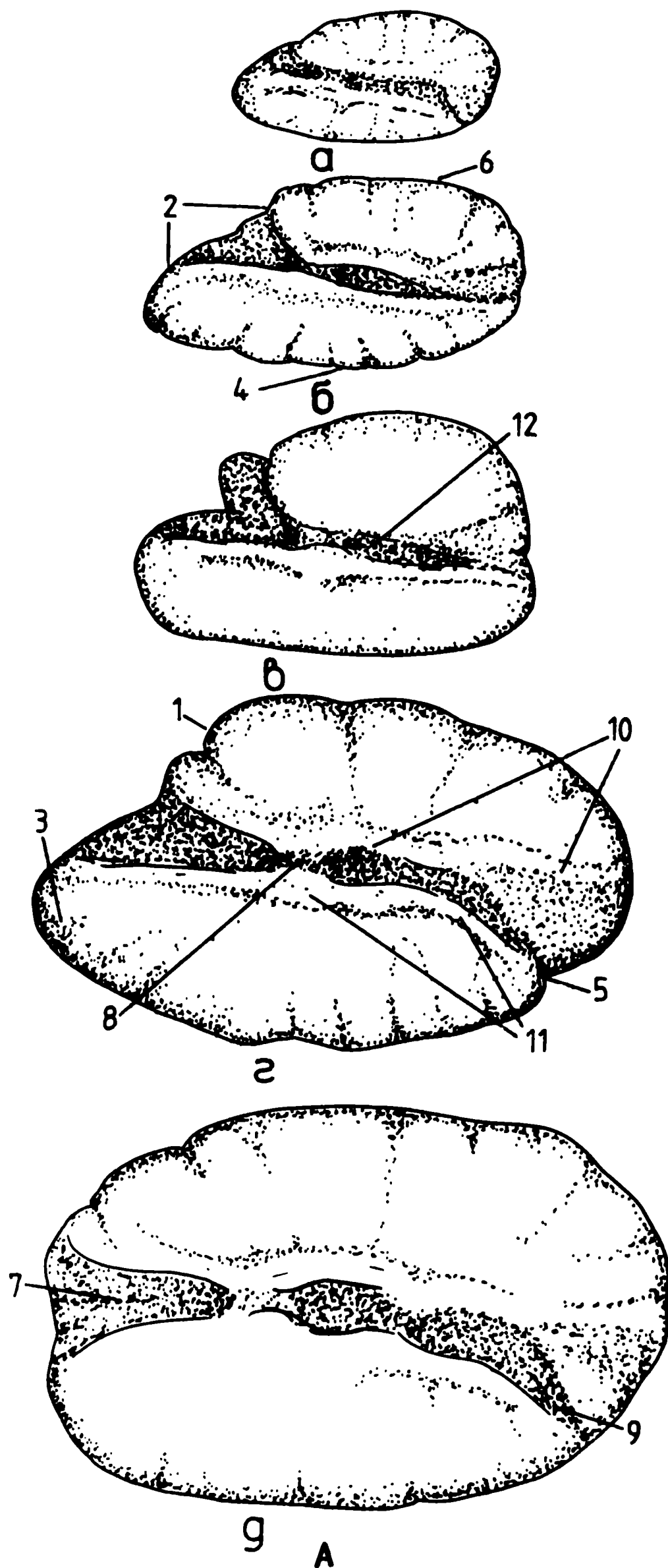


Рис. 1. Отолиты *L. liparis* (Мурман):

а — длина рыбы *SL* 69 мм, длина и ширина отолита 1,4×1,3 мм; б — 120 мм, 2,0×1,1 мм; в — 128 мм, 2,2×1,1 мм; г — 106 мм, 1,8×1,2 мм; д — 152 мм, 1,9×1,2 мм

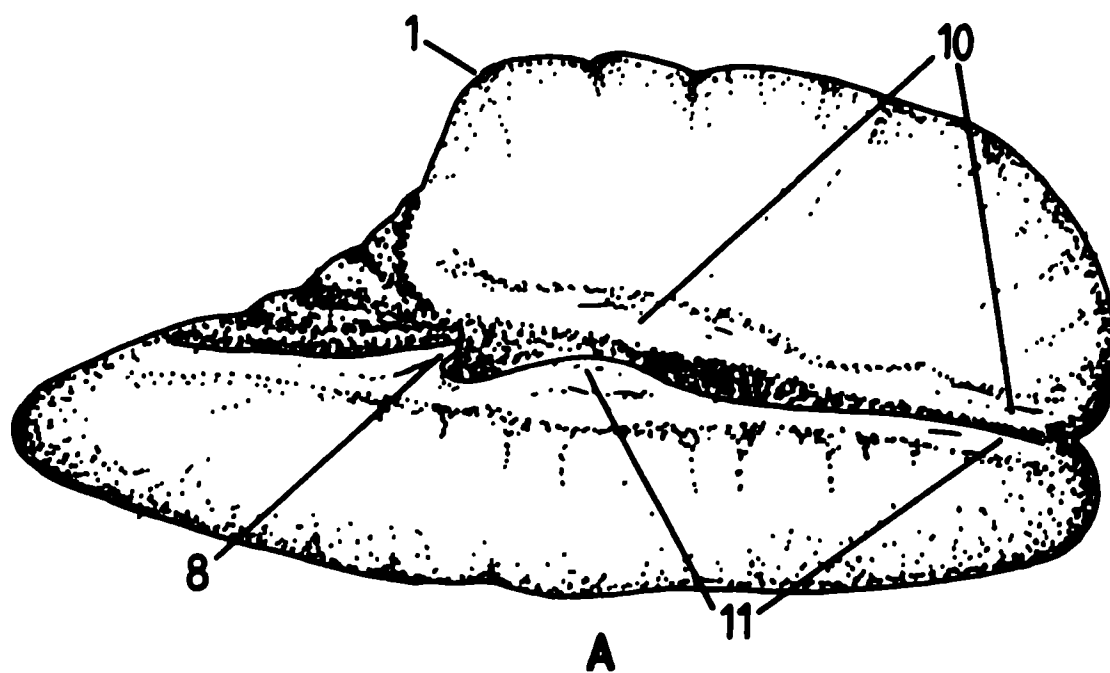


Рис. 2. Отолит *L. tinicatus* (Мурман), возраст 3+, длина *SL* 113 мм, *TL* 131 мм, длина и ширина отолита 1,9×1,15 мм

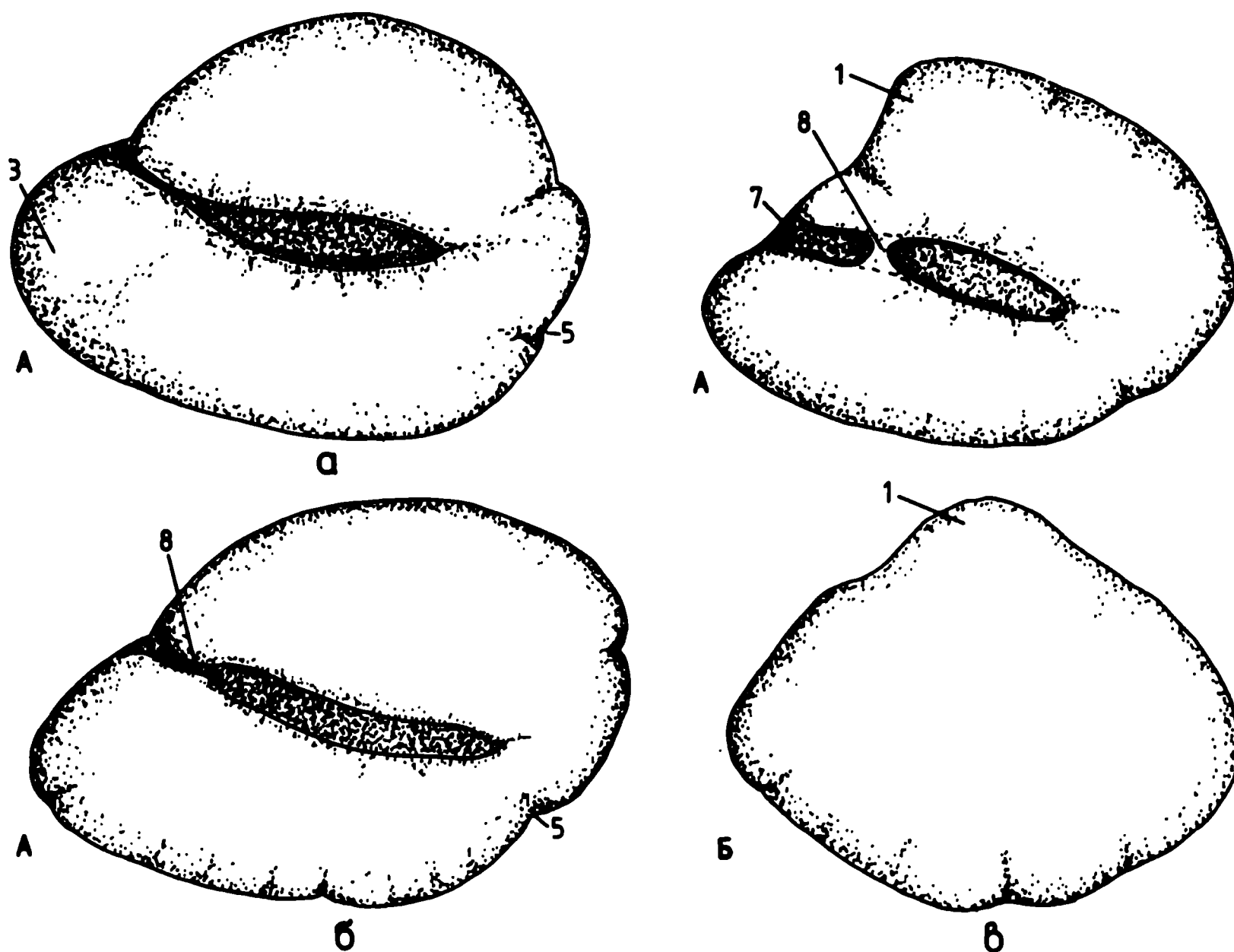


Рис. 3. Отолиты *L. gibbus* (район Шпицбергена):

а — длина рыбы *SL* 88,5 мм, длина и ширина отолита 1,9×1,5 мм; *б* — 138,5 мм; *в* — 187 мм, 2,2×1,6 мм

образуется узкая перемычка, и сулькус в этом месте становится трубчатым.

Чернобрюхий липарис: возраст до 5 лет, длина *SL* до 150 мм. Отолиты имеют круглые очертания со сглаженными краями, $l/d = 1,3—1,4$ (рис. 4). Медиальная поверхность плоская.

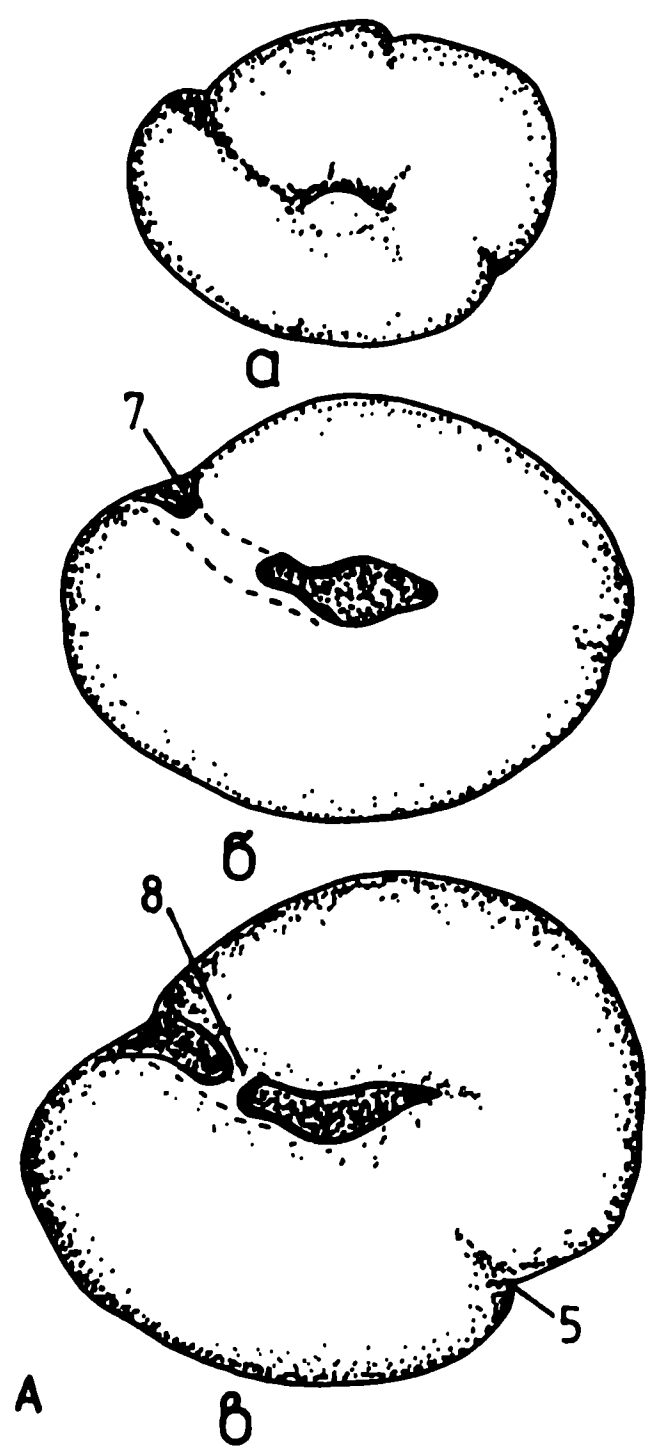


Рис. 4. Отолиты *L. fabricii* (северная часть Баренцева моря):
 а — длина рыбы *SL* 65 мм, длина и ширина отолита 1,1×0,9 мм; б — 106,5 мм; в — 130 мм, 1,3×1,15 мм

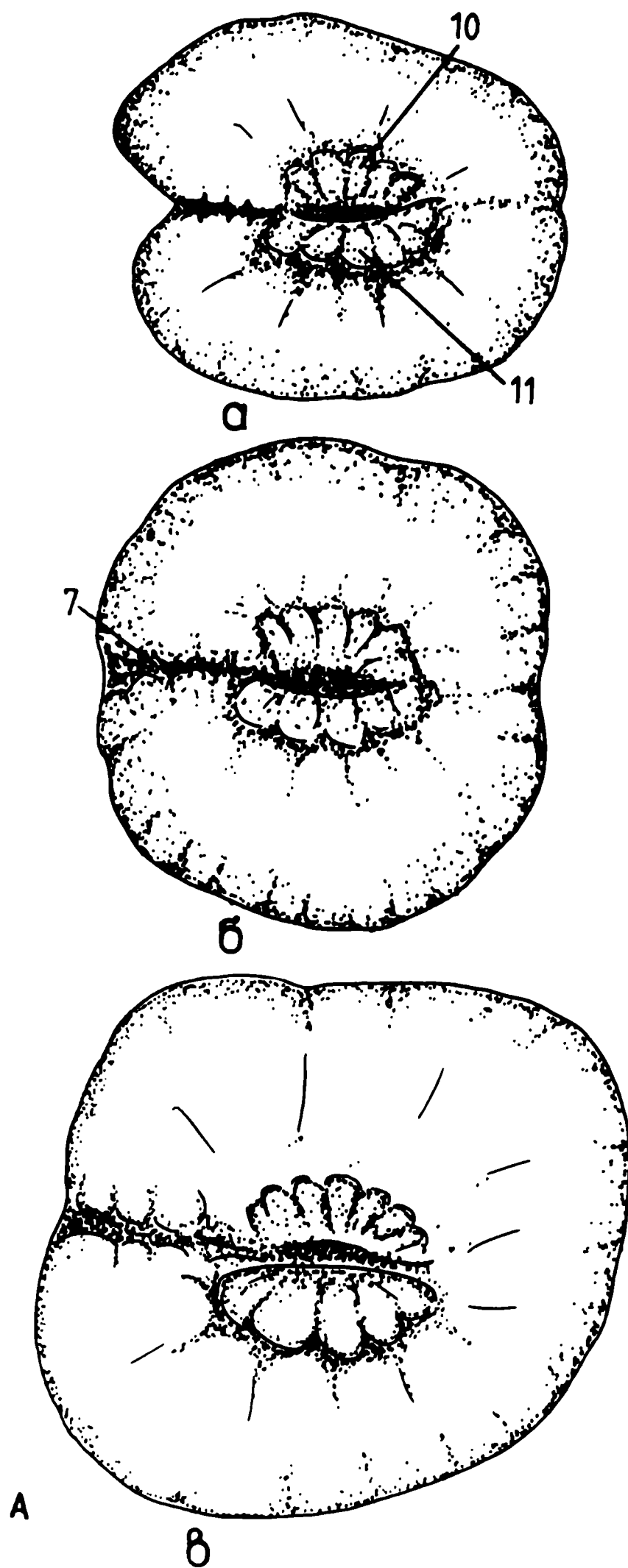


Рис. 5. Отолиты *C. reinhardti* (северная часть Баренцева моря):
 а — длина рыбы *SL* 74 мм, длина и ширина отолита 0,9×0,6 мм; б — 87 мм, 0,9×0,9 мм; в — 180 мм, 1,15×1,15 мм

Рострум очень широкий и закругленный. Область антирострума сглажена. Желоб короткий, лишь слегка заходит за центральную область отолита. Остиум узкий и длинный ($1/4 l$). Узкая перемычка над сулькусом в области коллюма имеется уже у отолитов рыб в возрасте 1+ (рис. 4, б). Гребни не выражены.

Отолиты пятого вида рода *Liparis* северо-восточной Атлантики — липариса Монтэгу *L. montagui* описаны Чейном (Chain, 1956).

Карепрокт Рейнгардта: возраст до 7 лет, длина *SL* до 174 мм. Отолит широкий и короткий, почти правильной округлой формы, $l/d = 1,0—1,1$ (рис. 5). Области рострума и антирострума можно определить лишь по положению *incisura*. Медиальная сторона отолита слегка вогнута. Сулькус короткий, его длина не превышает $2/3 l$, открытый на всем протяжении. Остиум узкий, его длина составляет $1/3 l$. Гребни хорошо развиты (особенно нижний) и имеют форму полурозетки. С увеличением размера отолита его форма и структура поверхности не изменяются.

Более точную информацию о поверхностных структурах отолитов можно получить с помощью сканирующего электронного микроскопа (Stein, Fitch, 1984).

Обозначения к рисункам:

A — правый отолит, медиальная сторона; *B* — левый отолит, латеральная сторона; *B* — левый отолит, медиальная сторона. 1 — *antirostrum*; 2 — *incisura*; 3 — *rostrum*; 4 — *margo ventralis*; 5 — *septuminter posterior*; 6 — *margo dorsalis*; 7 — *ostium*; 8 — *collum*; 9 — *cauda*; 10 — *crista superior*; 11 — *crista inferior*; 12 — *sulcus*.

ЛИТЕРАТУРА

- Чернова Н. В. Видовой состав рыб рода *Liparis* Баренцева моря // Изучение и рациональное использование биологических ресурсов северных морей и северной Атлантики. Тез. докл.— Мурманск, 1985.— С. 69—70.
- Юхов В. Л. Антарктический клыкач.— М.: Наука, 1982.— 114 с.
- Able K. W. A final report for a revision of the eastern North Atlantic and Arctic *Liparis* (Pisces: Cyclopteridae). 1984.
- Chaine J. Recherches sur les otolithes des poissons. Etude descriptive et comparative de la sagitta des téléostéens // Bull. du C. N. R. S. Biaritz., 1956.— Vol. 1.— P. 159—275.
- Fryd C. Die Otolithen der Fische in Bezug auf ihre Bedeutung für Systematik und Altersbestimmung // Inaug. Dissertation, Altona, 1901.— 54 pp.
- Hureau J. C. Etude descriptive de l'otolithe (sagitta) de quelques Téléostéens antrarctiques // Bull. Soc. zool. France, 1962. T. 87.— N 5/6.— P. 533—546.
- Morrow J. E. Preliminary keys to otoliths of some adult fishes of the Gulf of Alaska, Bering Sea, and Beaufort Sea // Nat. Ocn. Atm. Admin. Tech. Rept., Nat. Mar. Fish. Serv. Circular., 1979.— N 420.— P. 1—32.
- Nolf D. Les otolithes de téléostéens de l'Oligo-Miocène Belge // Ann. Soc. Roy. Zool. Belg., 1977.— N 106.— P. 3—119.
- Stein D. L., Fitch J. E. *Paraliparis nassarum* n. sp. (Pisces, Liparididae) from off Southern California with Description of its otoliths and others from North-East Pacific Liparidids // Bull. Southern California Acad. Sci., 1984.— Vol. 3.— N 2.— P. 76—83.

**OTOLITHS OF SOME LIPARID SPECIES
(SCORPAENIFORMES: LIPARIDIDAE) FROM BARENTS SEA**

Chernova N. V.

S u m m a r y

Sagittal otoliths of 5 Liparid species from Barents Sea — *Liparis liparis*, *L. tunicatus*, *L. gibbus*, *L. fabricii*, *Careproctus reinhardti* — are described with special attention to their differences.

СОДЕРЖАНИЕ

Предисловие	3
Дорофеева Е. А. Основные принципы классификации и филогения лососевых рыб (Salmoniformes, Salmonoidei, Salmonidae)	5
Дорофеева Е. А., Казаков Р. В., Ильенкова С. А., Урбанас Е. В. Особенности морфологии черепа атлантического лосося <i>Salmo salar</i> L., кумжи <i>Salmo trutta</i> L. и их гибридов	17
Богущкая Н. Г. Подглазничные кости карповых рыб и проблема «Dermosphenoticum»	29
Коровина В. М., Дементьева М. А., Бондаренко Е. П. Развитие пищеварительного тракта карпа <i>Cyprinus carpio</i> L.	44
Трунов И. А., Константинов В. В. О валидности <i>Macrourus whitsoni</i> (Regan, 1913) (Macrouridae)	54
Природина В. П. Новые данные по кариологии трех видов белокровных рыб (Perciformes: Channichthyidae)	66
Барсуков В. В. Верхнемиоценовые морские окуни (Scorpaenidae, Sebastinae) Калифорнии	73
Гонсалес П. Д. Особенности биологии каменного окуня-черны (<i>Epinephelus morio</i>) банки Кампече Мексиканского залива	110
Чернова Н. В. Отолиты некоторых видов липарид (Scorpaeniformes: Liparididae) Баренцева моря	127
Рефераты	137

CONTENS

Preface	3
<i>Dorofeyeva E. A.</i> The basic principles of classification and phylogeny of the salmonid fishes (Salmoniformes, Salmonoidei, Salmonidae)	5
<i>Dorofeyeva E. A., Kazakov R. V Ilyenkova S. A., Urbanas E. V.</i> Characteristics of skull moprhology of the Atlantic salmon <i>Salmo salar</i> L., brown trout <i>Salmo trutta</i> L. and their hybrids	17
<i>Bogutskaya N. G.</i> Cyprinid infraorbital bones and the problem of "dermosphenoticum"	29
<i>Korovina V. M., Dement'eva M. A., Bondarenko E. P.</i> Development of the digestive tract of carp <i>Cyprinus carpio</i> L.	44
<i>Trunov I. A., Konstantinov V. V.</i> On validity of <i>Macrourus whitsoni</i> (Regan, 1913) (Macrouridae)	54
<i>Prirodina V. P.</i> New kariological data on three species of the whiteblooded fishes (Notothenioidei, Channichthyidae)	66
<i>Barsukov V. V.</i> The Upper Miocene rock fishes (Scorpaenidae, Sebastinae) from California	73
<i>Gonsales P. D.</i> Life history of <i>Epinephelus morio</i> of the Kampeche bank of the Gulf of Mexico	110
<i>Chernova G. V.</i> Otoliths of some Liparid fishes (Scorpaeniformes: Liparididae) from Barents Sea	127
Abstracts	137

БИОЛОГИЯ И ФИЛОГЕНИЯ РЫБ
Труды Зоологического института АН СССР
Том 201

Утверждено к печати
редакционно-издательским советом
Зоологического института АН СССР
План 1989 г.

Редактор Т. А. Асанович
Художник С. Е. Станкевич
Технический редактор Г. С. Гененрайх

Подписано к печати 29.08.89. М-34225. Формат 60×90¹/₁₆. Печать офсетная.
Гарнитура литер. Бумага тип. Печ. л. 9,0+вкл. Уч.-изд. л. 10,0. Тираж 600 экз.
Заказ № 1373. Цена 1 р. 80 к.

Зоологический институт АН СССР, 199034, Ленинград, Университетская наб., 1
ПО-3 Ленуприздата, 191104, Ленинград, Литейный пр., 55

РЕФЕРАТЫ

УДК 597.553.2:592/599

Основные принципы классификации и филогении лососевых рыб (Salmoniformes, Salmonoidel, Salmonidae). Дорофеева Е. А. // Биология и филогения рыб.— Л., Зоол. ин-т АН СССР, 1989, с. 5—16 (Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 201).

На основании обобщения данных, полученных разными методами исследования, высказано мнение об объеме подотряда Salmonoidel, предложена классификация семейства Salmonidae и рассмотрены вопросы происхождения и расселения лососевых.

Ил. 5, табл. 4, библи. 22 назв.

УДК 597.0/5—2/9

Особенности морфологии черепа атлантического лосося *Salmo salar* L., кумжи *Salmo trutta* L. и их гибридов. Дорофеева Е. А., Казаков Р. В., Ильенкова С. А., Урбанас Е. В. // Биология и филогения рыб. Л., Зоол. ин-т АН СССР, 1989, с. 17—28 (Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 201).

На основе изучения производителей лосося, кумжи и их гибридов из рек Невы, Наровы и Тикшозера выявлены различия в общей конфигурации и пропорциях черепа. Установлено, что гибридные формы имеют более широкий и высокий череп, чем родительские формы.

Табл. 4, библи. 30 назв.

УДК 597.1/5:554.3

Подглазничные кости карповых рыб и проблема «dermosphenoticum». Богущкая Н. Г. // Биология и филогения рыб.— Л., Зоол. ин-т АН СССР, 1989, с. 29—44 (Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 201).

Изучены морфологические особенности, изменчивость и развитие в онтогенезе подглазничных костей карповых рыб. Это изучение и анализ литературных данных показали, что dermosphenoticum как кость, отличающаяся по ряду особенностей от остальных подглазничных костей, у Cyprinidae отсутствует. В изученных подсемействах карповых (Leuciscinae, Rasboriginae, Barbinae и др.) исходный тип подглазничного полукольца включает, по-видимому, 5 костей. В процессе эволюции этих групп происходило как уменьшение числа костей, так и его увеличение путем фрагментации и (или) новообразования. Преобразования подглазничных костей касаются, в основном, последних (четвертого и последующих) infraorbitalia. Основной тенденцией является уменьшение пластинчатой части этих костей, вплоть до полной ее редукции.

Ил. 3, библи. 54 назв.

Развитие пищеварительного тракта карпа *Cyprinus carpio* L. Коровина В. М., Дементьева М. А., Бондаренко Е. П. // Биология и филогения рыб.— Л., Зоол. ин-т АН СССР, 1989, с. 44—53 (Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 201).

Изучали развитие пищеварительного тракта карпа (20—23° С), применяя гистологические методики. Зачаток пищеварительного тракта у зародышей на стадии начала пигментации глаз — клеточный тяж. Вылупившиеся личинки варьируют по длине и уровню развития. У мелких личинок большой желточный мешок и пищеварительный тракт менее развит, чем у крупных. В средней кишке всех вылупившихся личинок — узкая полость. В ее эпителиальном пласте нет еще бокаловидных клеток, много митозов, ровный рельеф. Небольшая печень лишена видимого жира. Образуется плавательный пузырь. По ходу развития в переднем отделе пищеварительного тракта полость увеличивается, но лишь у двухсуточных личинок происходит объединение ее с полостью средней кишки. Личинки начали брать корм (при наличии остатков желтка) в конце четвертых суток, когда в эпителии переднего отдела пищеварительного тракта много функционирующих слизевых клеток, телец Догеля, а в средней кишке — бокаловидных клеток. С переходом на смешанное питание началась дифференциация средней кишки. Развитие пищеварительной системы карпа рассматривается в сравнении с ее развитием у сазана.

Ил. 18., библ. 26 назв.

УДК 591.9(99):597.561

О валидности *Macrourus whitsoni* (Regan, 1913) (Macrouridae). Трунов И. А., Константинов В. В. // Биология и филогения рыб.— Л., Зоол. ин-т АН СССР, 1989, с. 54—65 (Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 201).

Подтверждена видовая самостоятельность *M. whitsoni* (Regan, 1913). Приводятся диагноз, подробное описание вида из разных регионов Антарктики, отличия от наиболее близкого к нему *M. carinatus* (Günther, 1878).

Ил. 3, табл. 2, библ. 23 назв.

УДК 597.5:576.312.37(211—13)

Новые данные по кариологии трех видов белокровных рыб (Notothenioidei: Channichthyidae). Природина В. П. // Биология и филогения рыб.— Л., Зоол. ин-т АН СССР, 1989, с. 66—72 (Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 201).

Описываются новые кариологические данные по 3 видам белокровных рыб сем. Channichthyidae: *Chaenocephalus aceratus* (Lönnberg), ($2n = 48'$ $NF = 52$), *Chionodraco rastrospinosus* DeWitt et Hureau ($2n = 48'$ $NF = 52$) и *Pseudochannichthys georgianus* Norman ($2n = 48'$ $NF = 60$).

Наши и литературные данные (4 вида) показывают, что все виды (7) семейства белокровных рыб имеют стабильный многохромосомный кариотип с $2n = 48$ при $NF = 50—60$. Такое единообразие говорит о довольно консервативном механизме эволюции кариотипов в сем. Channichthyidae (см. также Ozouf-Costaz, 1987) и кариологически подтверждает его монофилитическое происхождение. Характер кариотипов позволяет обсудить вопрос о родственных отношениях и параллелизме в группах родов белокровных рыб.

Ил. 3, табл. 1, библ. 20 назв.

УДК 597.585 + 567.585.2(118.21)/572.2:597.9(266)

Верхнемиоценовые морские окуни (Sebastinae, Scorpaenidae) Калифорнии. Барсуков В. В. // Биология и филогения рыб.— Л., Зоол. ин-т АН СССР, 1989, с. 73—109 (Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 201).

Произведена ревизия систематического положения верхнемиоценовых морских окуней Калифорнии. Исследованные 17 отпечатков относятся к 8 видам, 5 из которых — новые. Родовая (Jordan, 1920) и подродовая (David, 1943) обособленность этих видов не подтверждается; все они входят, вместе с большинством современных видов подсемейства, в состав подрода *Sebastodes* рода *Sebastes*. *S. davidi* sp. nova представлен ныне 5 видами-потомками (*S. serranoides*, *S. flavidus*, *S. melanops*, *S. mystinus*, *S. entomelas*). 6 видов обнаруживают близость к одному современному виду каждый (*S. ineziae* — *S. semicinctus*, *S. longirostris* sp. n. — *S. brevispinis*, *S. thermophilus* sp. n. — *S. macdonaldi*, *S. velox* sp. n. — *S. jordani*, *S. apostates* — *S. goodei*, *S. porteousi* — *S. gilli*) и *S. defunctus* sp. n. — вымерший вид. Верхнемиоценовые предковые виды в общем очень похожи на своих современных потомков, вплоть до совпадения модального числа лучей в спинном и анальном плавниках у 3 из 6 пар. Ареал рода *Sebastes* в верхнем миоцене у берегов Северной Америки располагался, по всем данным, лишь на несколько градусов севернее, чем ныне. На верхний миоцен приходится не 4 (Барсуков, 1981), а конец 5 цикла видообразования, так что 6 цикл занимает весь плиоцен, а 7 — четвертичный период.

Ил. 7, табл. 5, библ. 30 назв.

УДК 597.582.2(263.64)

Особенности биологии каменного окуня-черны (Epinephelus morio) банки Кампече Мексиканского залива. Гонсалес П. Д. // Биология и филогения рыб.— Л., Зоол. ин-т АН СССР, 1989, с. 110—126 (Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 201).

Обобщены основные результаты исследований автора по биологии каменного окуня (*Epinephelus morio*) банки Кампече Мексиканского залива. Изучены размерная и возрастная структура популяции, характер роста, размножение, питание, поведение. Анализируются закономерности распределения его скоплений в различных районах банки в связи с гидрологическими условиями. Показано наличие периодичности в основных биологических показателях в связи с сезонностью, определяющихся как изменениями условий среды, так и внутренним физиологическим ритмом, характерным для данного вида.

Ил. 7, библ. 20 назв.

УДК 597.585 + 591.471.4(268.45)

Отолиты некоторых видов липарид (Scorpaeniformes: Liparididae) Баренцева моря. Чернова Н. В. // Биология и филогения рыб.— Л., Зоол. ин-т АН СССР, 1989, с. 127—133 (Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 201).

Приведено описание саггитальных отолитов 5 видов липаровых рыб из различных районов Баренцева моря с указанием их видовых различий: европейского липариса *Liparis liparis*, *L. tunicatus*, горбатого липариса *L. gibbus*, чернобрюхого липариса *L. fabricii*, карепрокта Рейнгардта *Careproctus reinhardti*.

Ил. 5, библ. 9 назв.

И Л Л Ю С Т Р А Ц И И

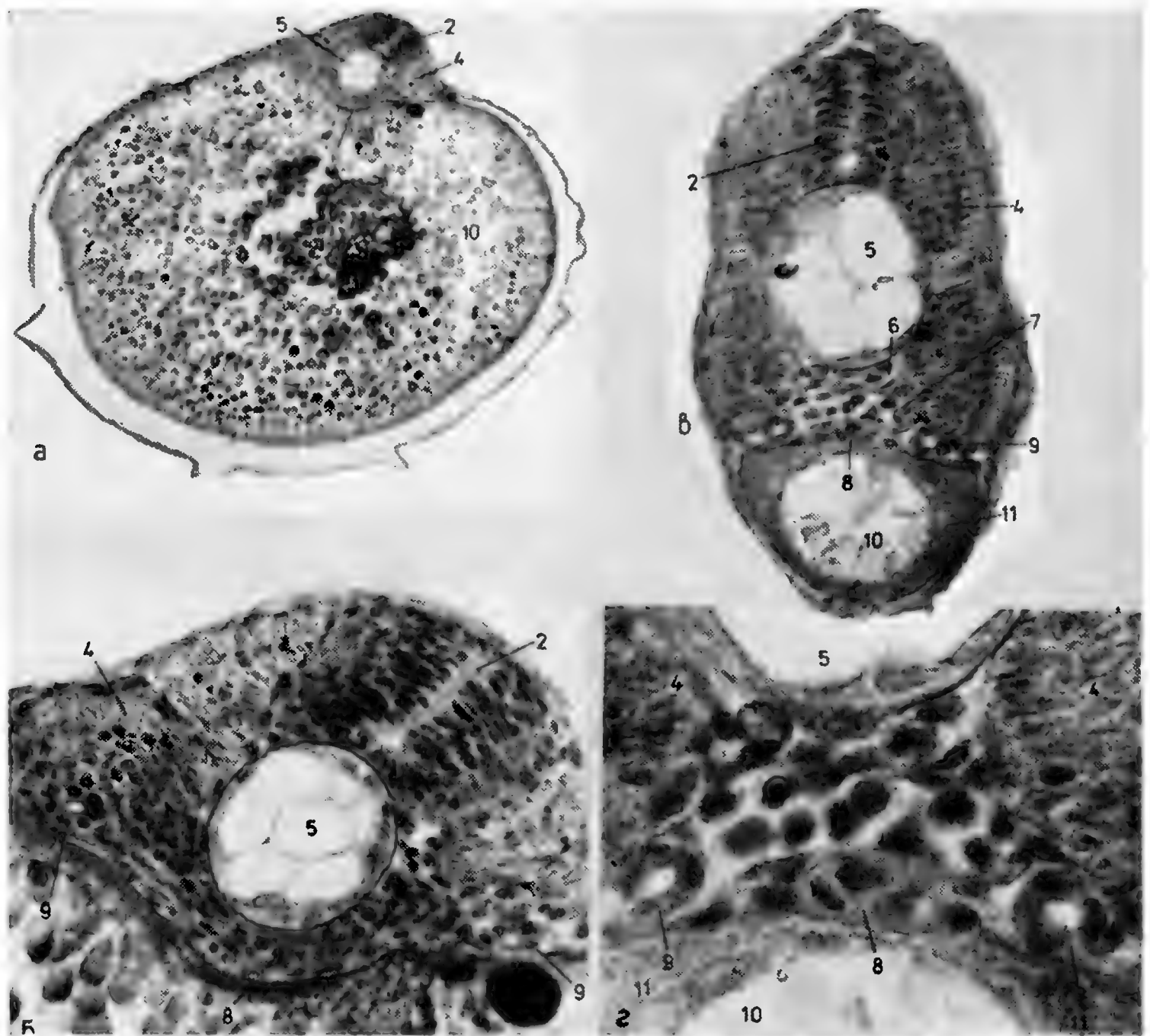


Рис. 1. Поперечные срезы зародыша карпа на стадии начала пигментации глаз:

а — срез на уровне передней, наиболее широкой части желточного мешка, $\times 38$; *б* — деталь среза *а*, $\times 225$; *в* — срез на уровне задней, узкой части желточного мешка, $\times 150$; *г* — деталь среза *в*, $\times 500$. Гематоксилин Гейденгайна

Обозначения на рисунках: 1 — головной мозг; 2 — спинной мозг; 3 — слуховая капсула; 4 — миотом; 5 — хорда; 6 — спинная аорта; 7 — кардинальная вена; 8 — клеточный тяж — зачаток кишечника; 9 — канал почки; 10 — желточный мешок; 11 — перибласт; 12 — крупные ядра симпласта перибласта; 13 — глотка; 14 — глоточные зубы; 15 — глоточный сфинктер; 16 — пищевод; 17 — остаток эпителиального тяжа пищевода; 18 — средняя кишка; 19 — передняя часть средней кишки; 20 — задняя часть средней кишки; 21*а* — задняя кишка; 21*б* — анальное отверстие; 22 — плавательный пузырь; 23 — печень; 24 — сердце; 25 — складки слизистой оболочки; 26 — эпителий средней кишки; 27 — щеточная каемка; 28 — вакуоли эпителия задней части средней кишки; 29 — ядра клеток эпителия; 30 — пища

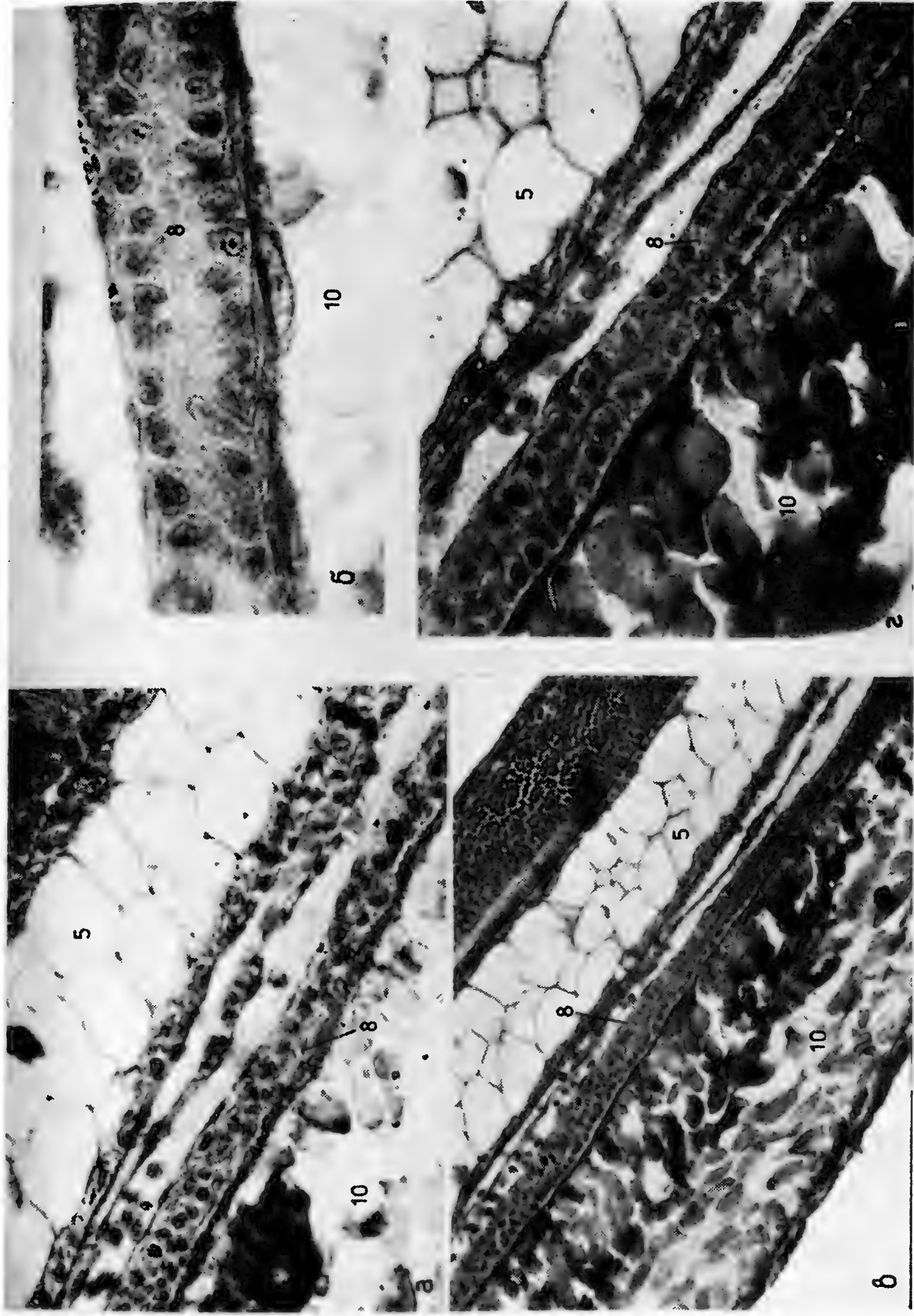


Рис. 2. Продольные срезы кишечника зародыша карпа:

а — на стадии начала пигментации глаз, $\times 300$; б — на стадии светло-серых глаз (в — $\times 177$; г — $\times 440$). Гематоксилин Гейденгайна

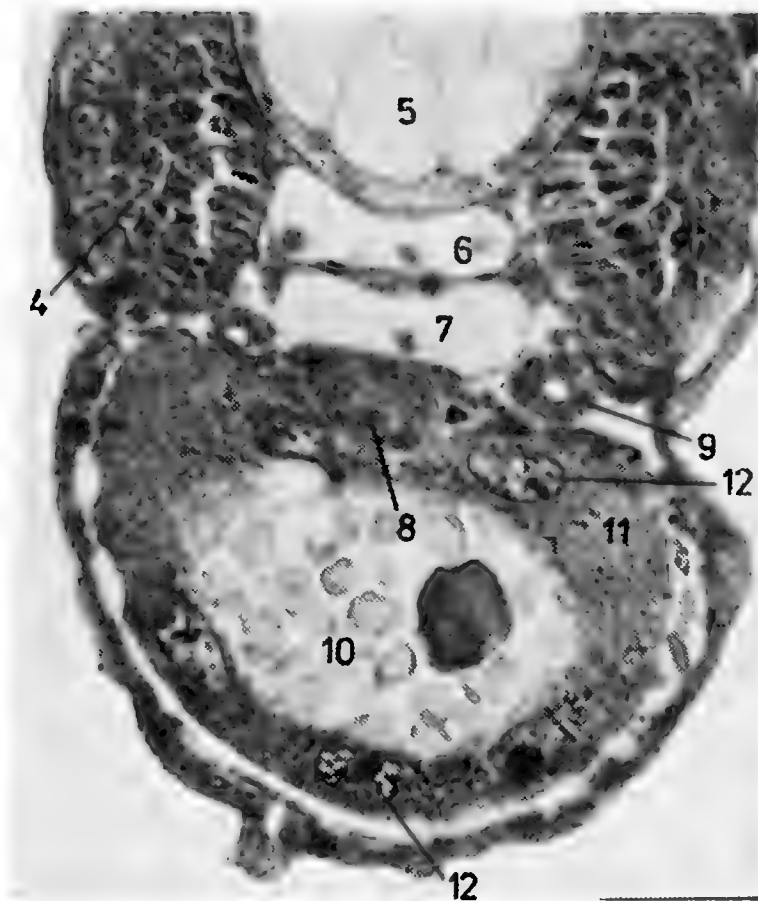


Рис. 3. Поперечный срез зародыша карпа (глаза серые) на уровне задней части желточного мешка, $\times 300$.
Гематоксилин Гейденгайна

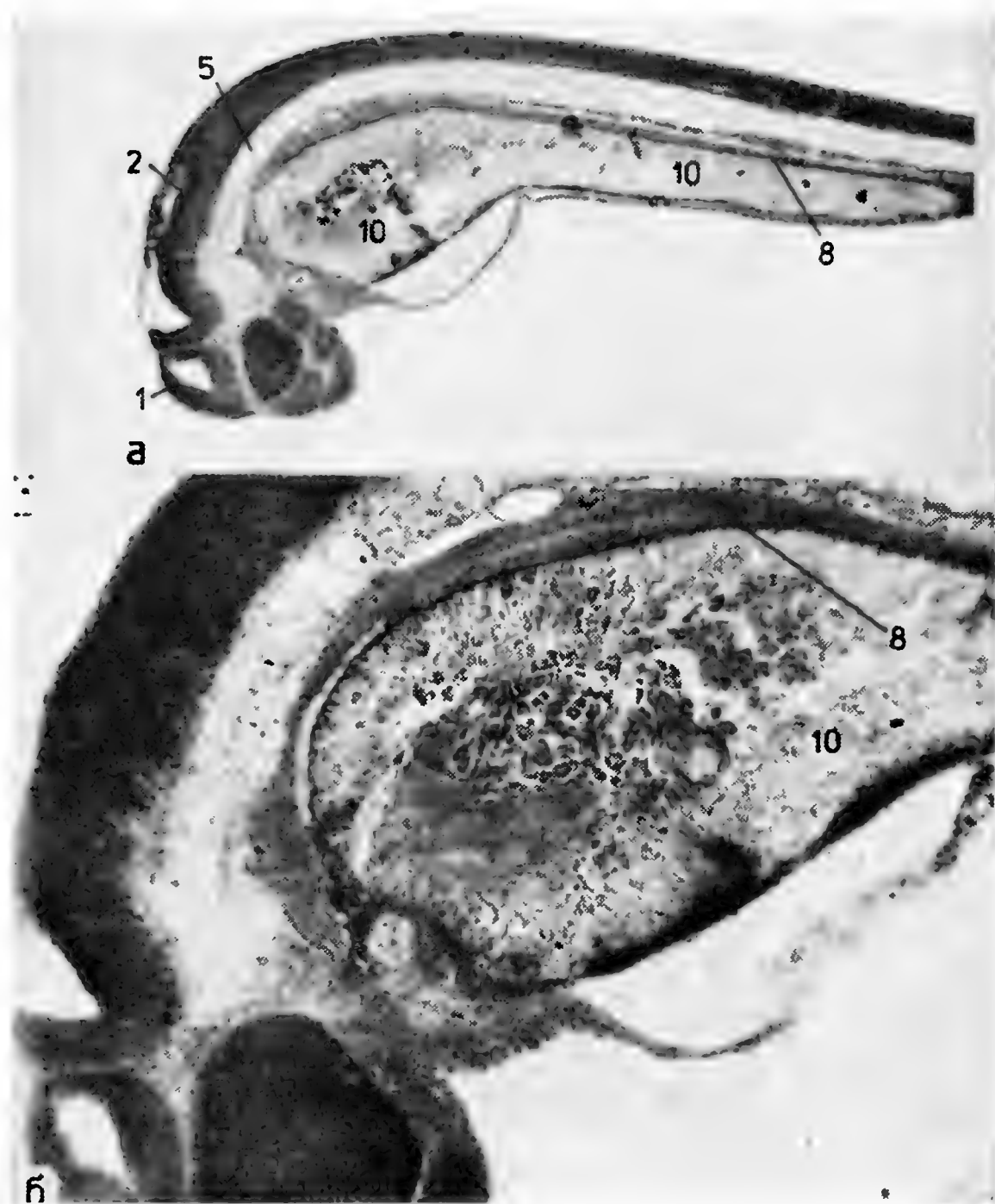
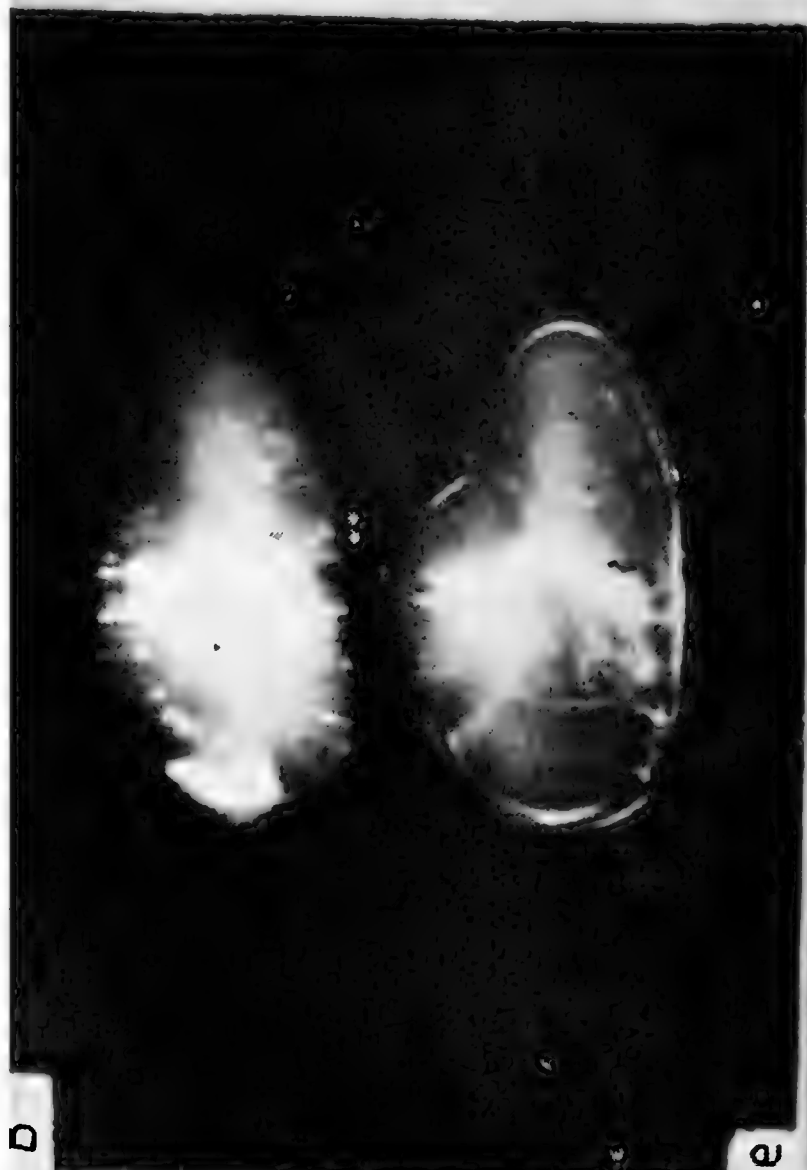


Рис. 4. Сагиттальные срезы зародышей карпа на стадии темно-серых глаз:
а — $\times 43$; *б* — $\times 177$. Гематоксилин Гейденгайна



✕



e



Рис. 1. Отолиты *L. liparis* (Мурман):

e — 69 мм, 2,0×1,1 мм; ж — около 110 мм; з — 152 мм, 1,9×1,2 мм

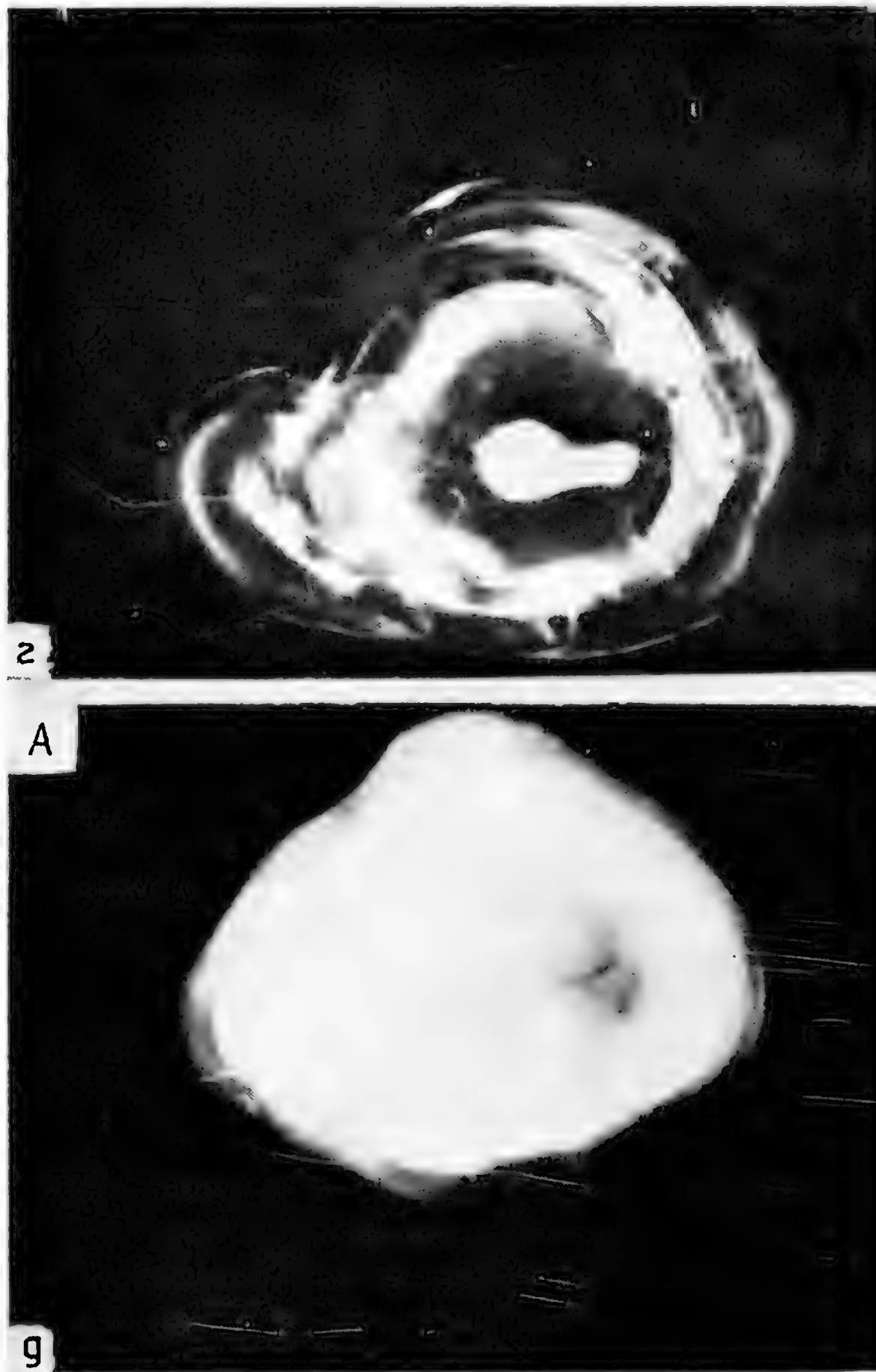


Рис. 3. Отолиты *L. gibbus* (район Шпицбергена):
 2 — 138,5 мм; 9 — 187 мм

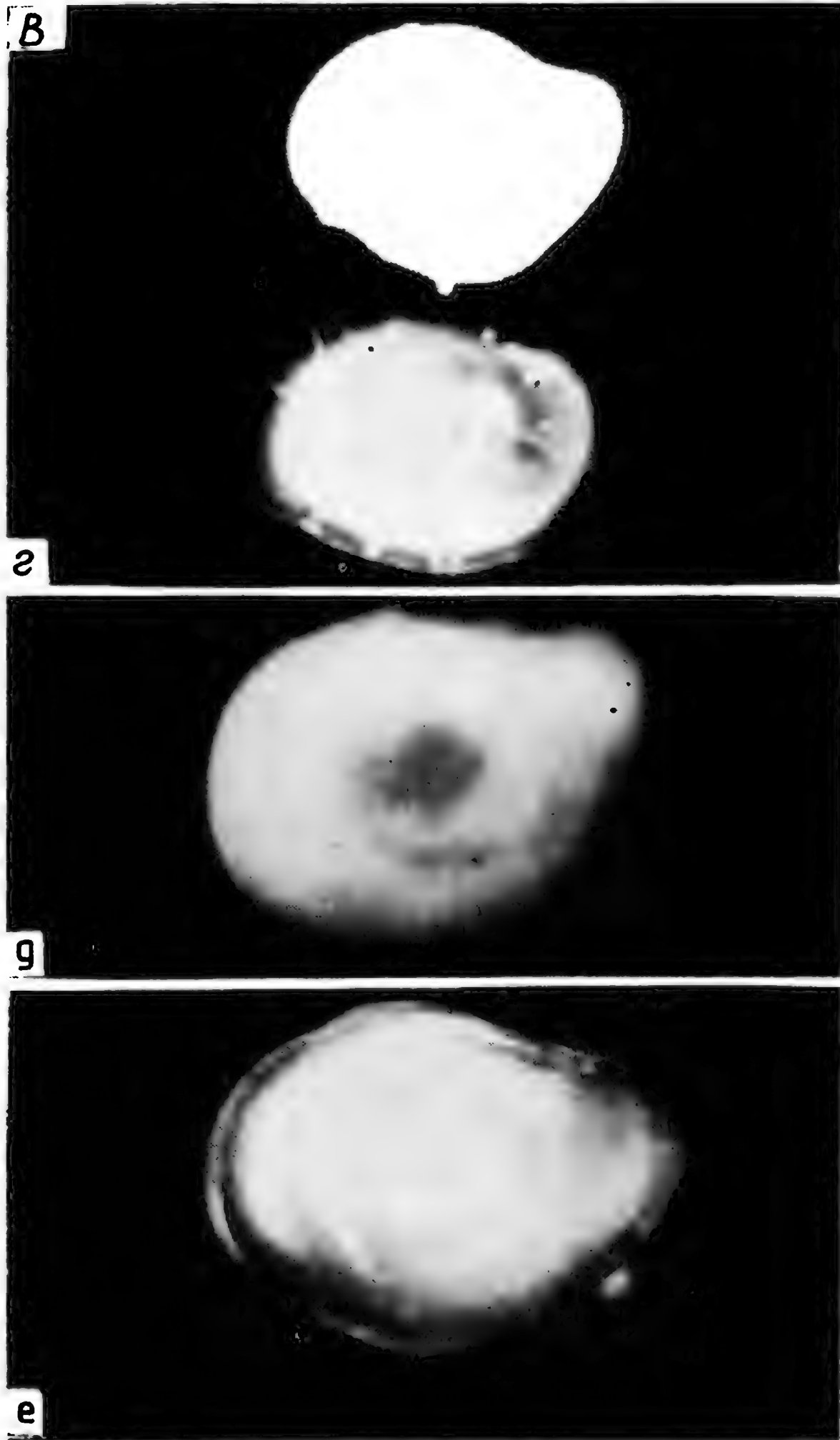


Рис 4 Отолиты *L. fabricii* (северная
моря)

Баренцева

—

100 1,8 × 1
1,8 × 1,3

102.

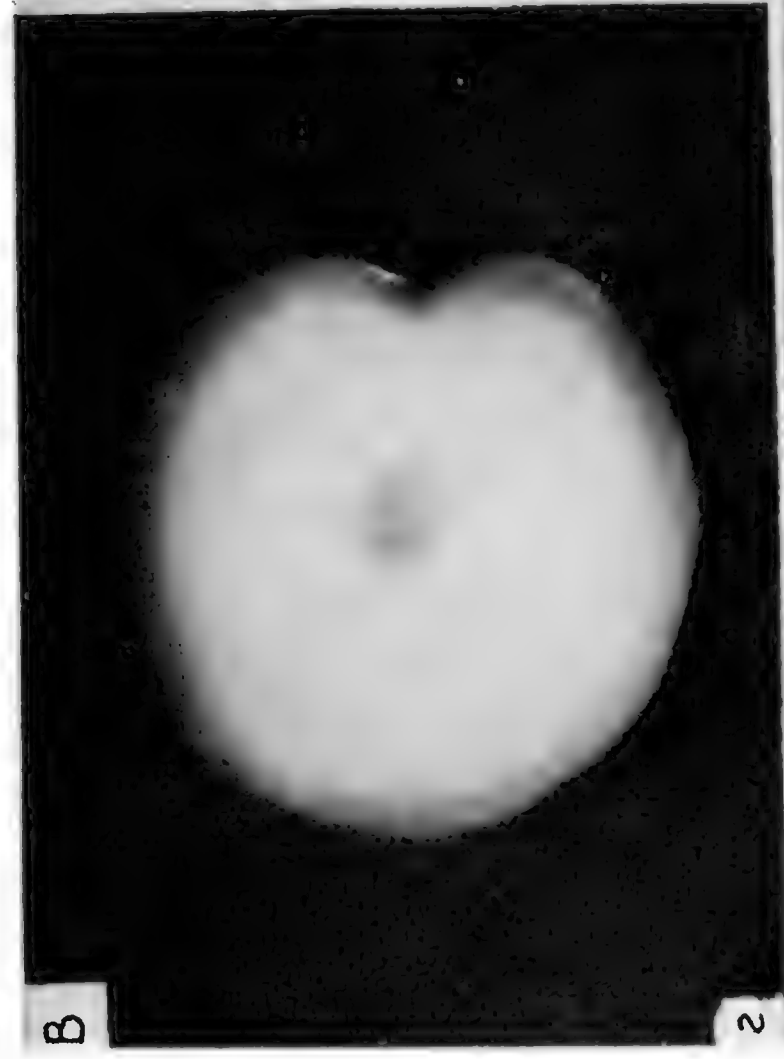


Рис. 5. Отолиты *S. reinhardtii* (северная часть Баренцева моря):
 δ — 89 мм, 0,9×0,9 мм; δ — 132 мм, 1,1×1,1 мм;
 e — 175 мм, 1,2×1,8 мм

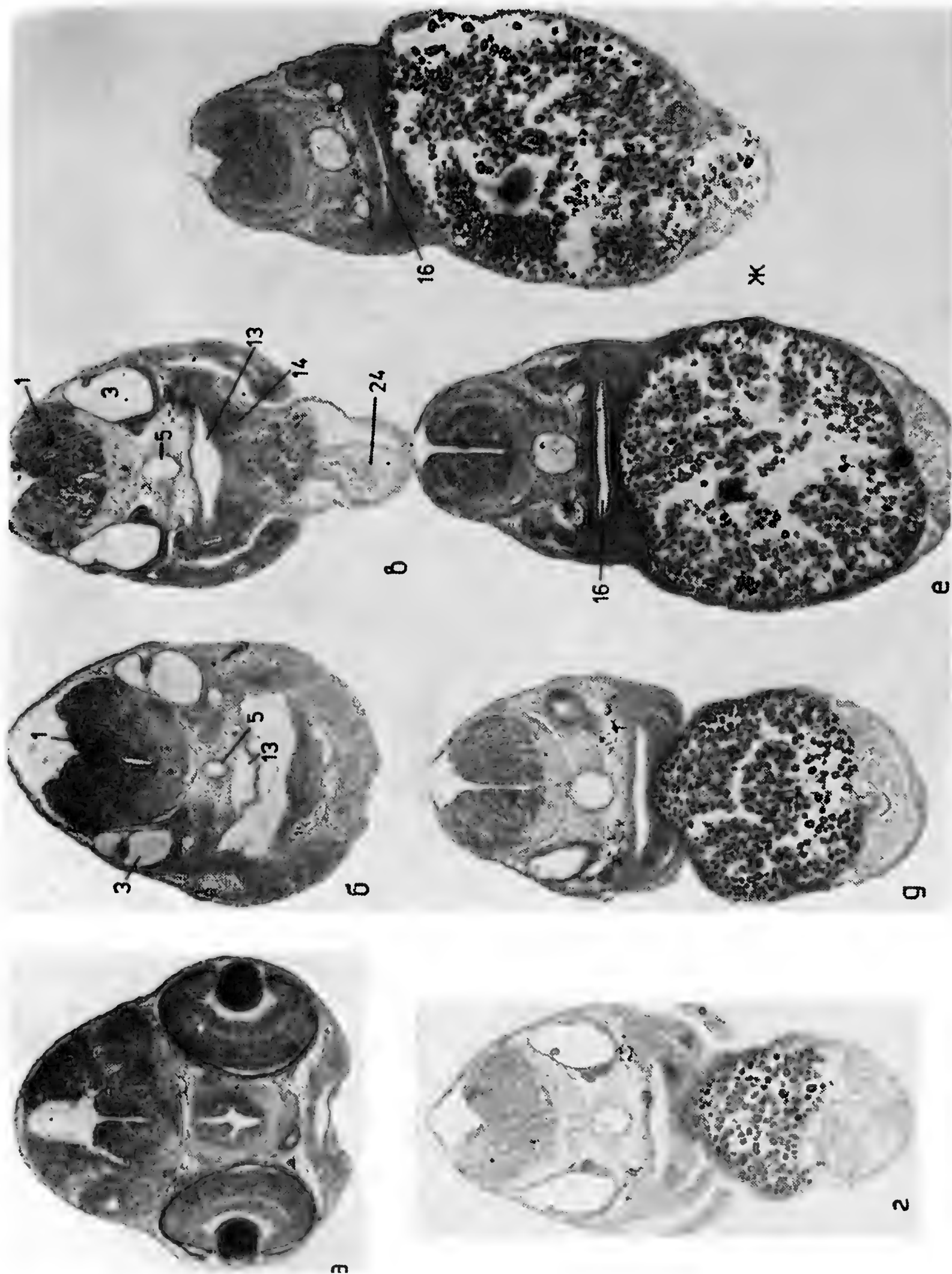
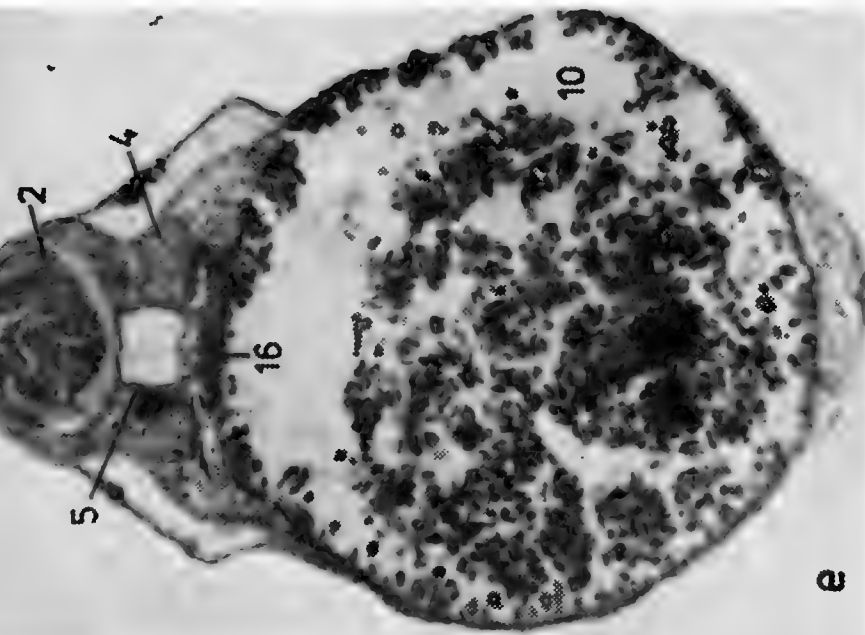
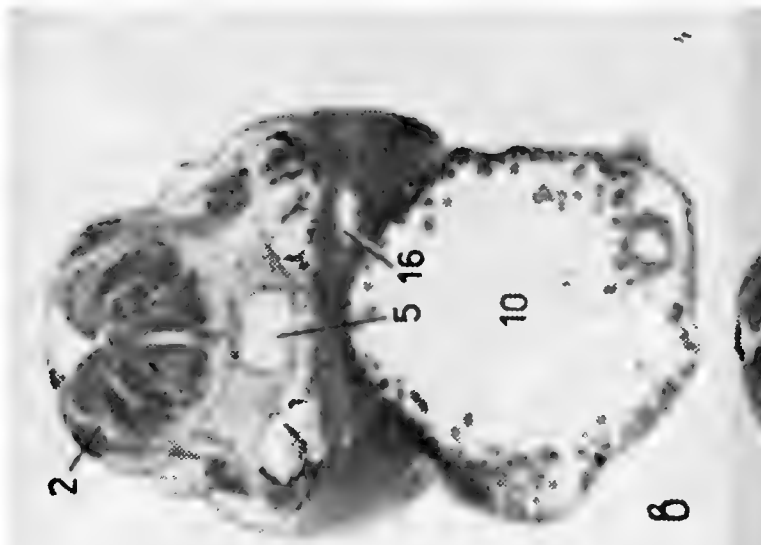
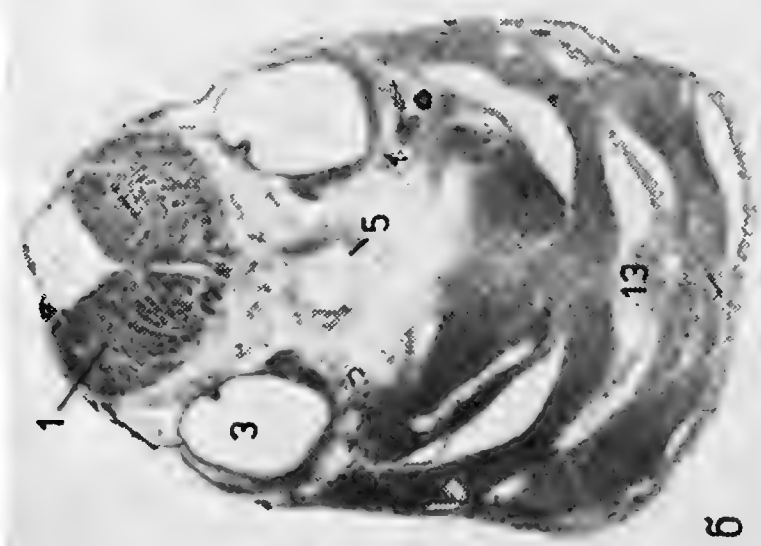
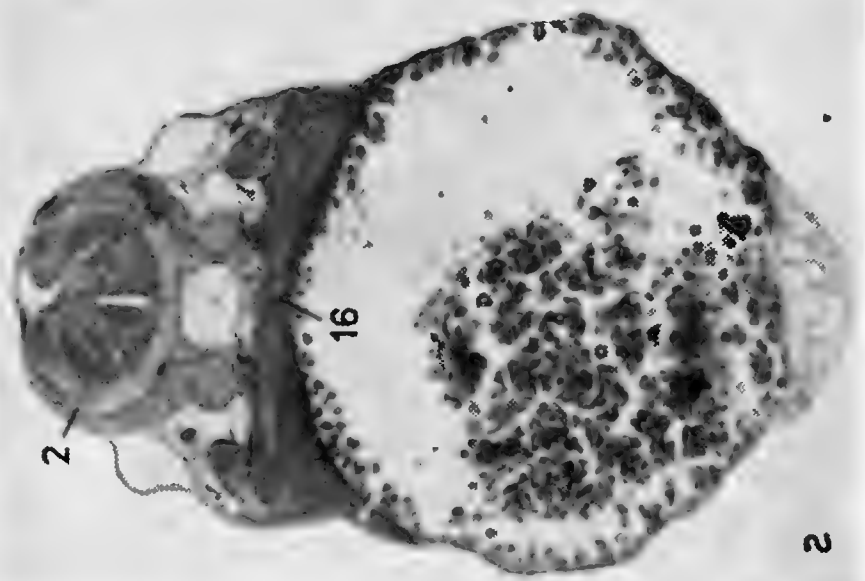
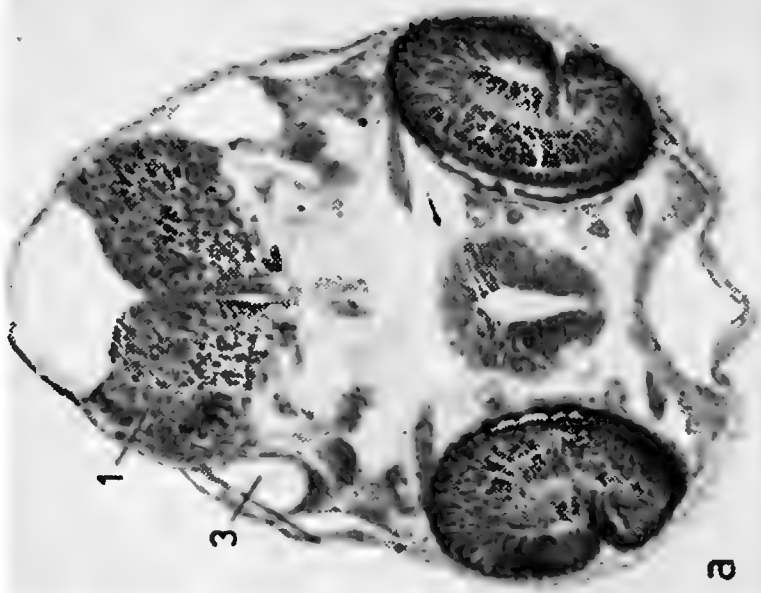


Рис. 6. Серия поперечных срезов (а—ж) только что вылупившейся крупной личинки карпа, рас-



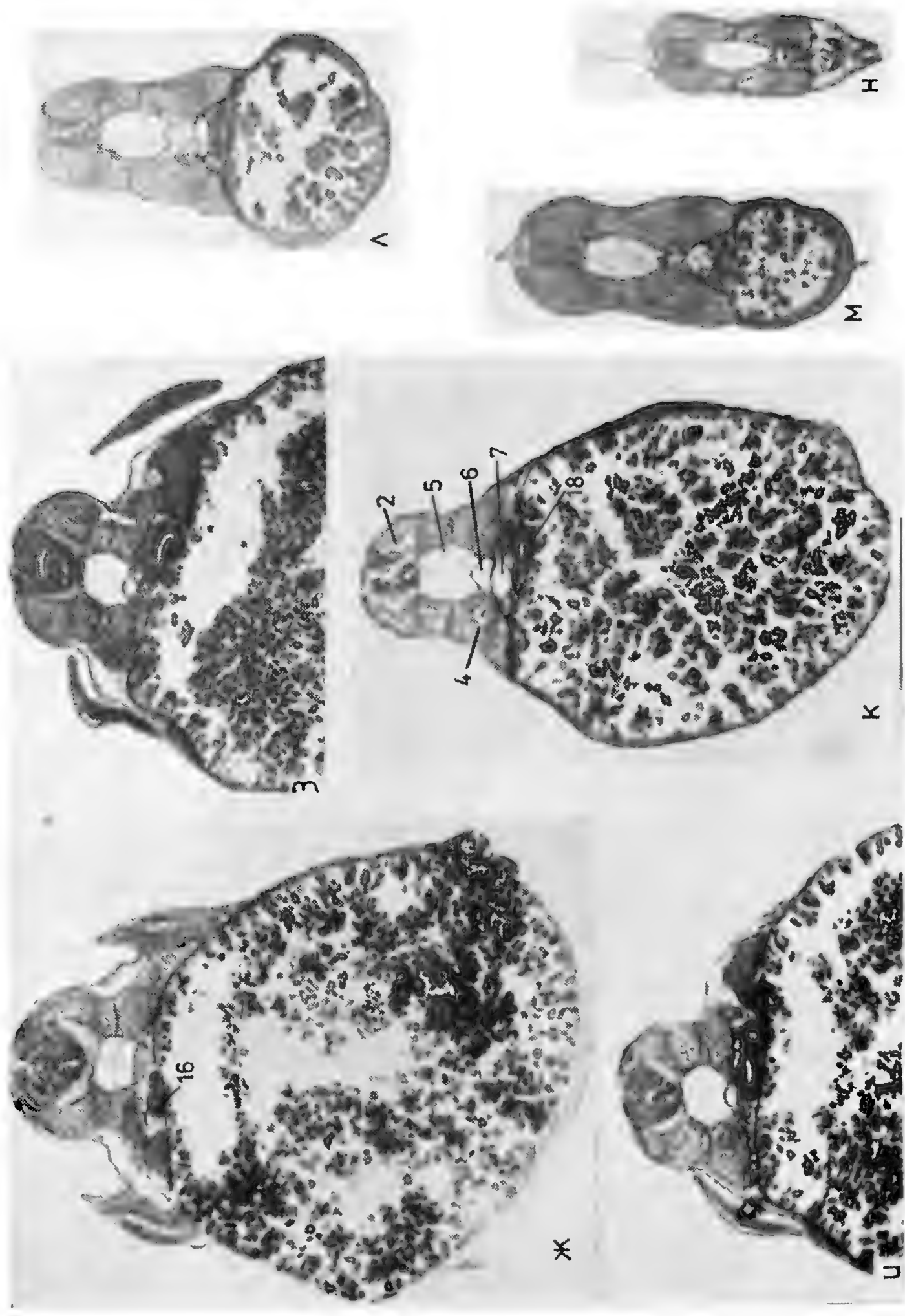


Рис. 5. Серия поперечных срезов (а—и) только что вылупившейся мелкой личинки карпа, расположенных последовательно в каудальном направлении, $\times 67$ Гемалаун Майера+эозин

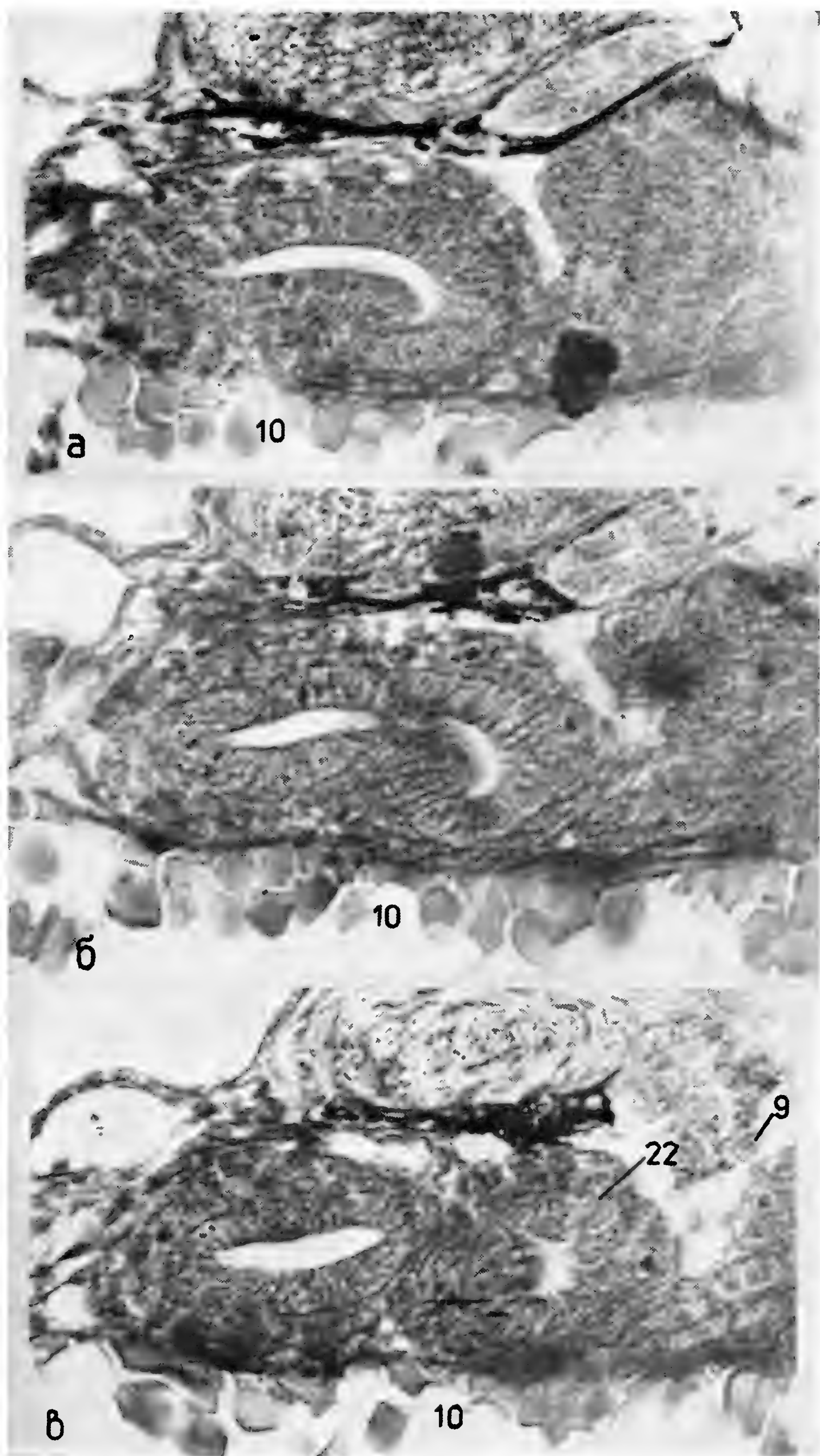


Рис. 7 Поперечные срезы, иллюстрирующие образование у карпа плавательного пузыря (деталь рис. 5, $\times 300$). Гемалаун Майера+эозин

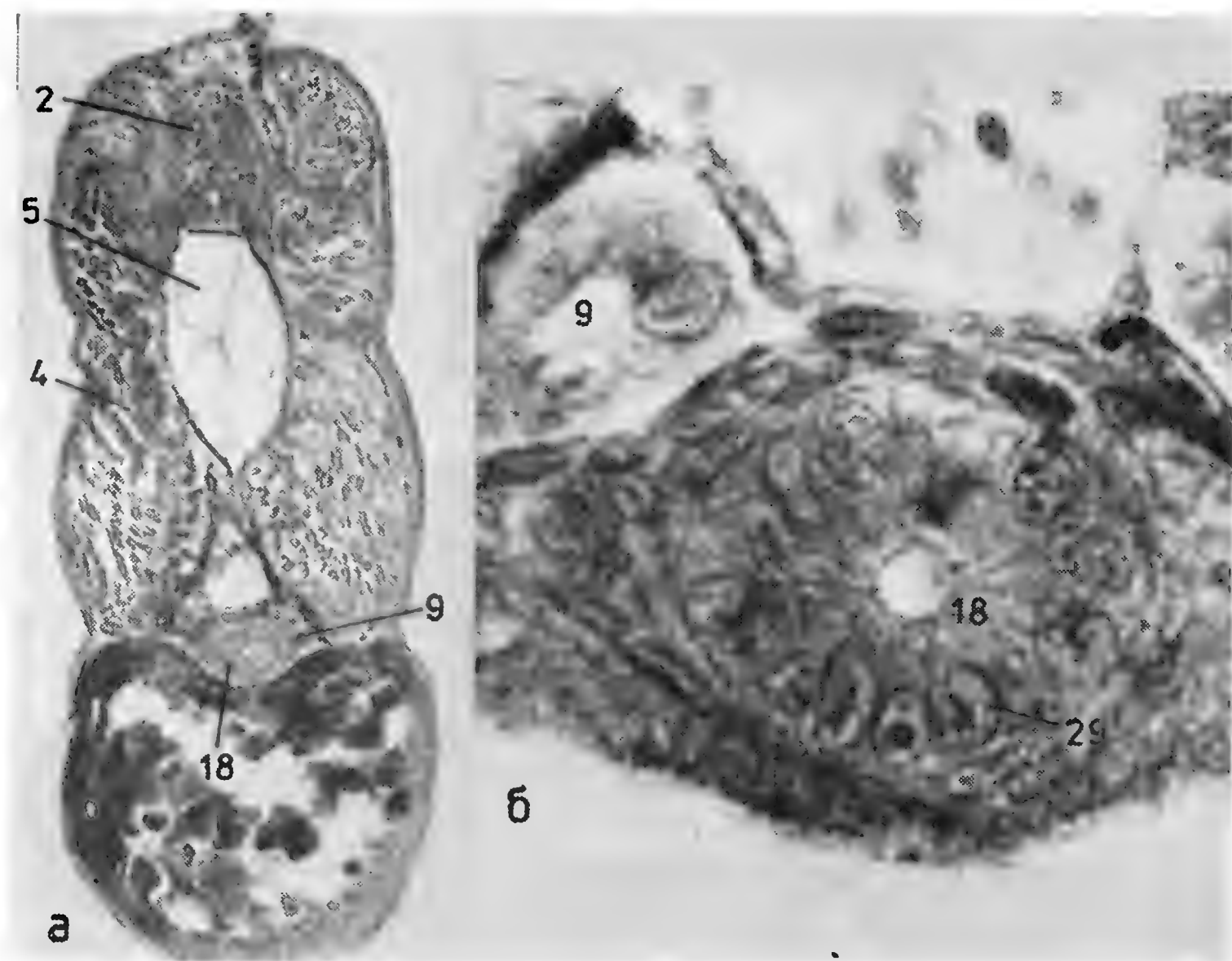


Рис. 8. Поперечные срезы задней части туловищного отдела только что вылупившейся мелкой личинки карпа:
а — $\times 144$; *б* — $\times 800$. Гемалаун Майера+эозин

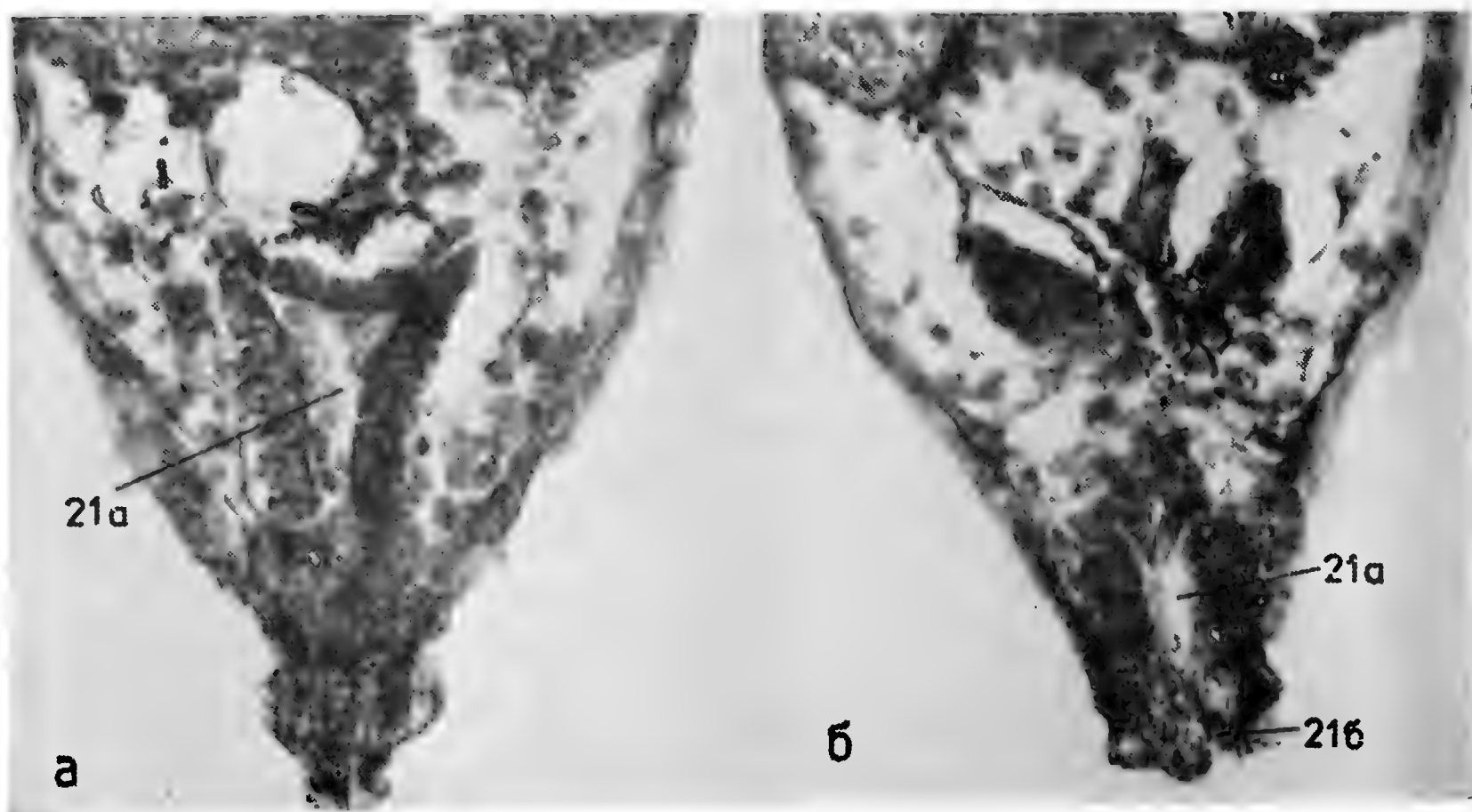


Рис. 9. Поперечные срезы только что вылупившейся мелкой личинки карпа, прошедшие через заднюю кишку (*а*) и анальное отверстие (*б*),
 $\times 458$. Гемалаун Майера+эозин

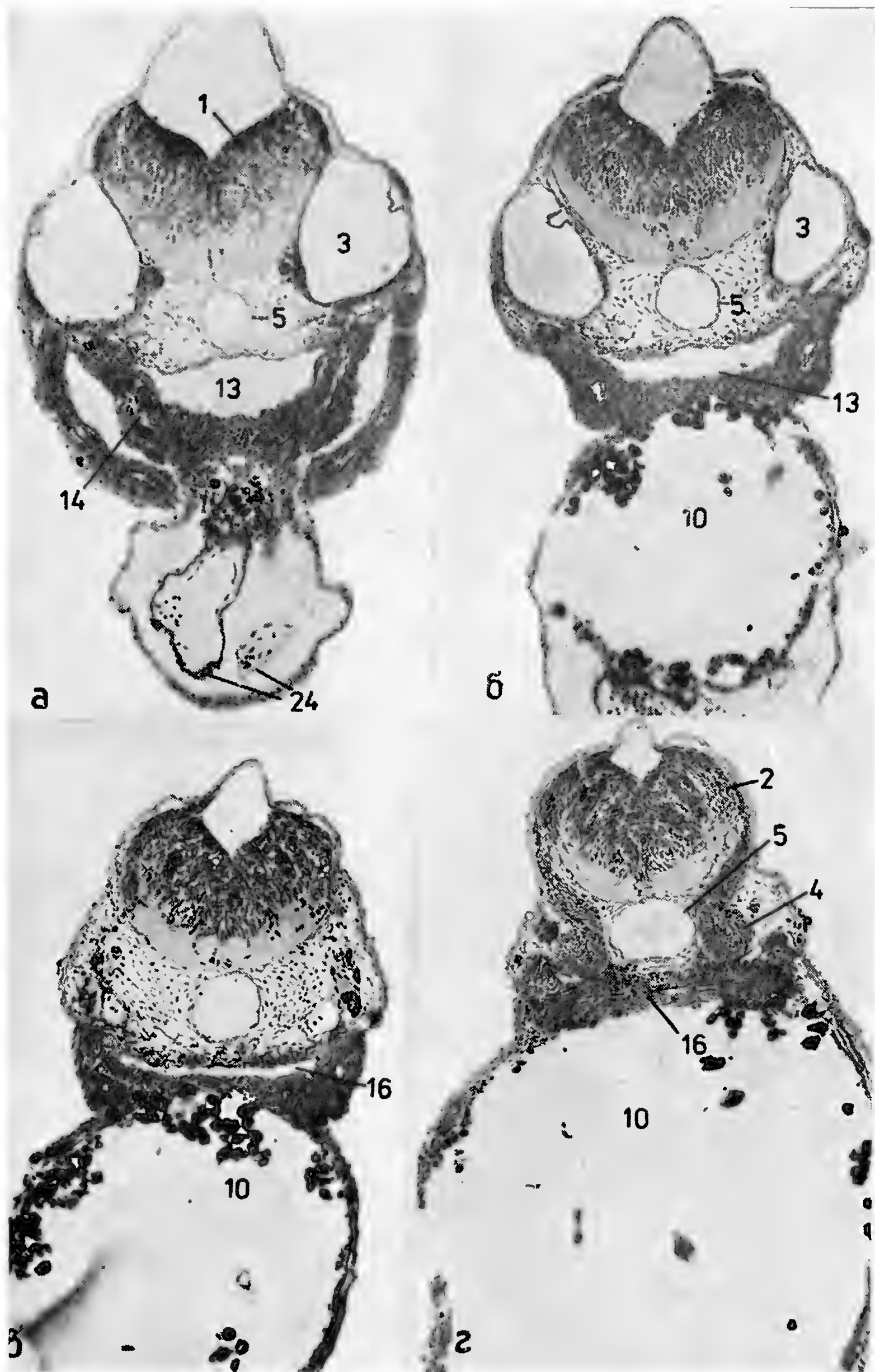


Рис. 10. Серия поперечных срезов личинки карпа (а—г) в возрасте 6 ч, расположенных последовательно в каудальном направлении вплоть до начала остатка эпителиального тяжа в пищеводе, $\times 90$. Гемалаун Майера+альциановый синий

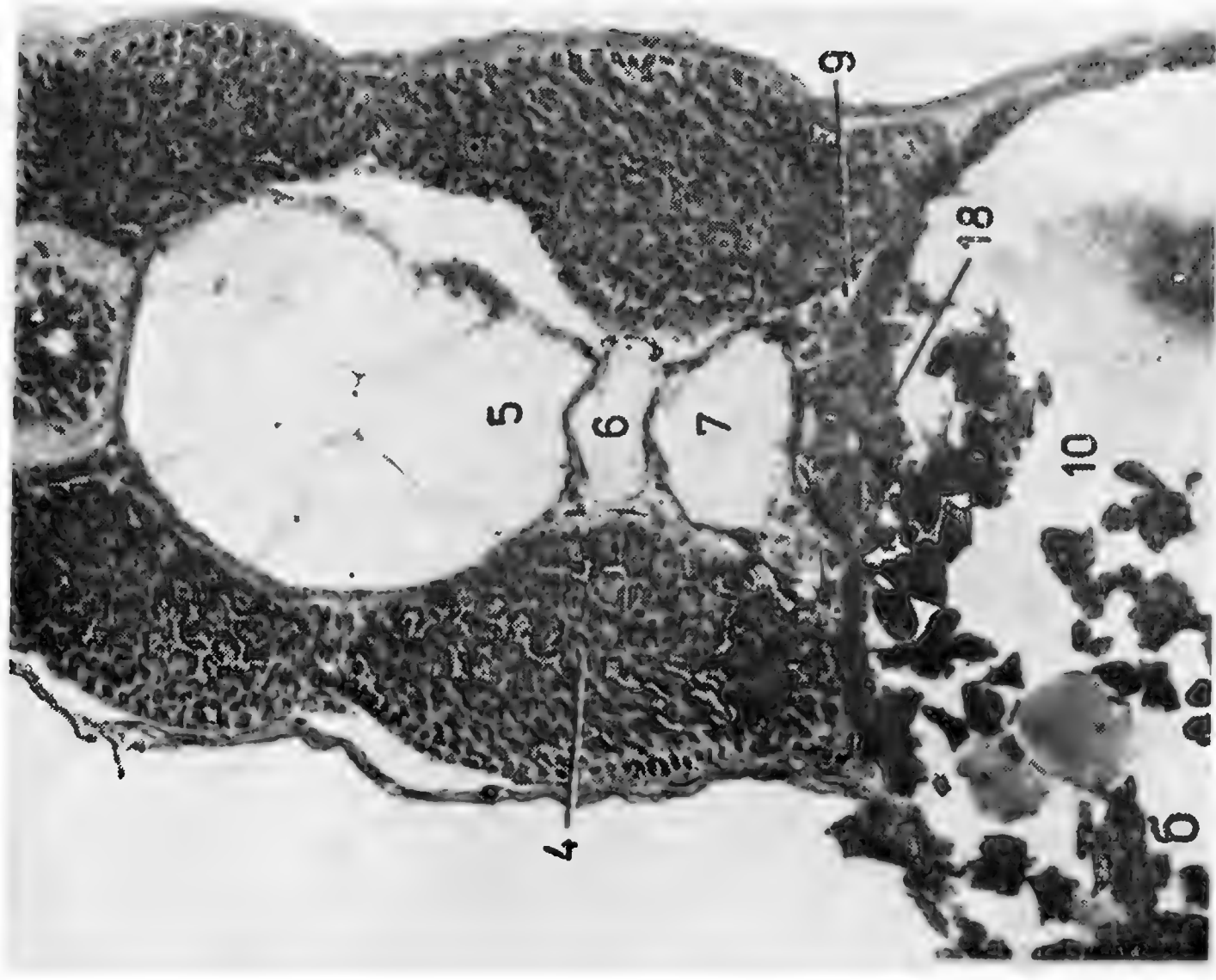
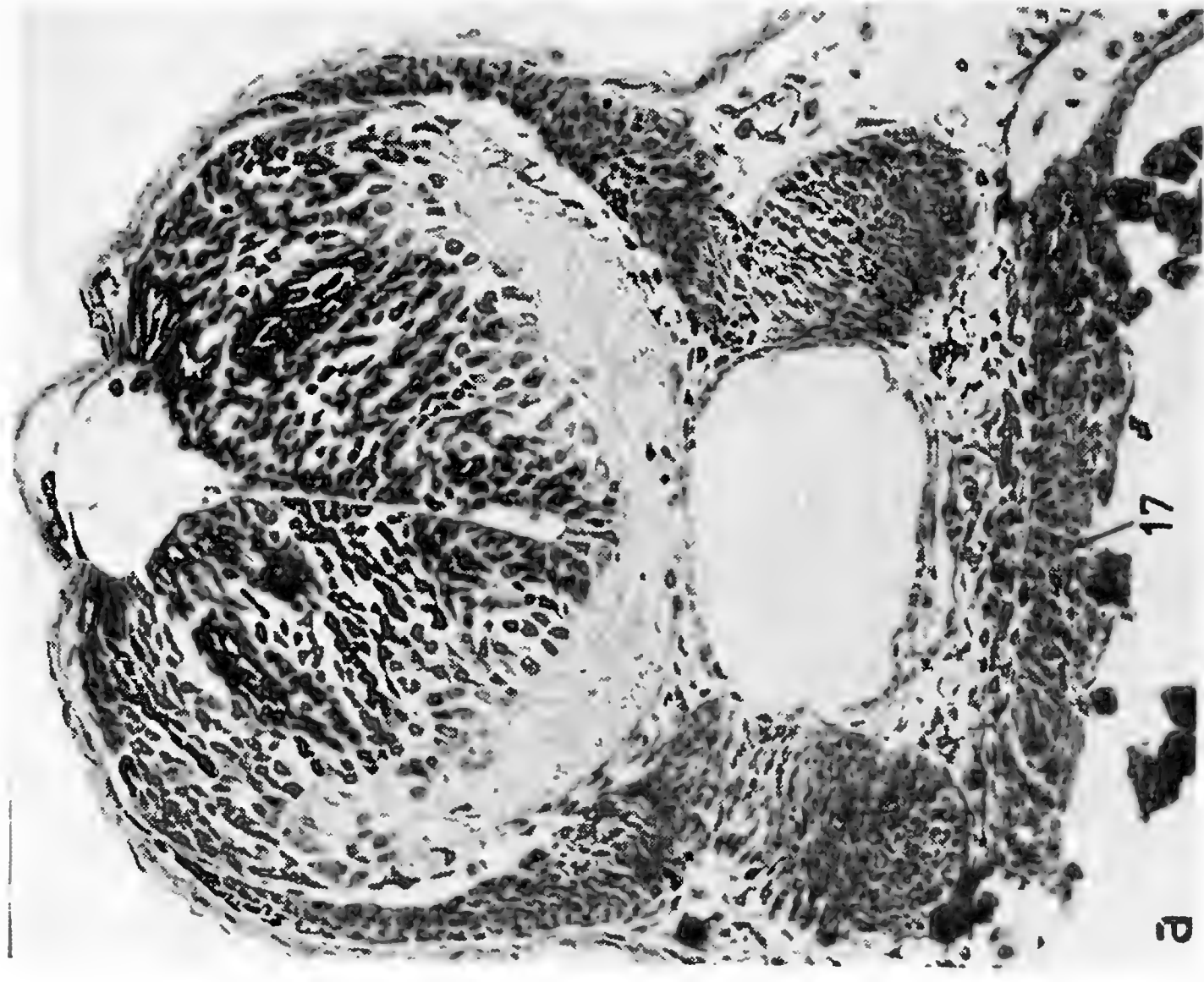
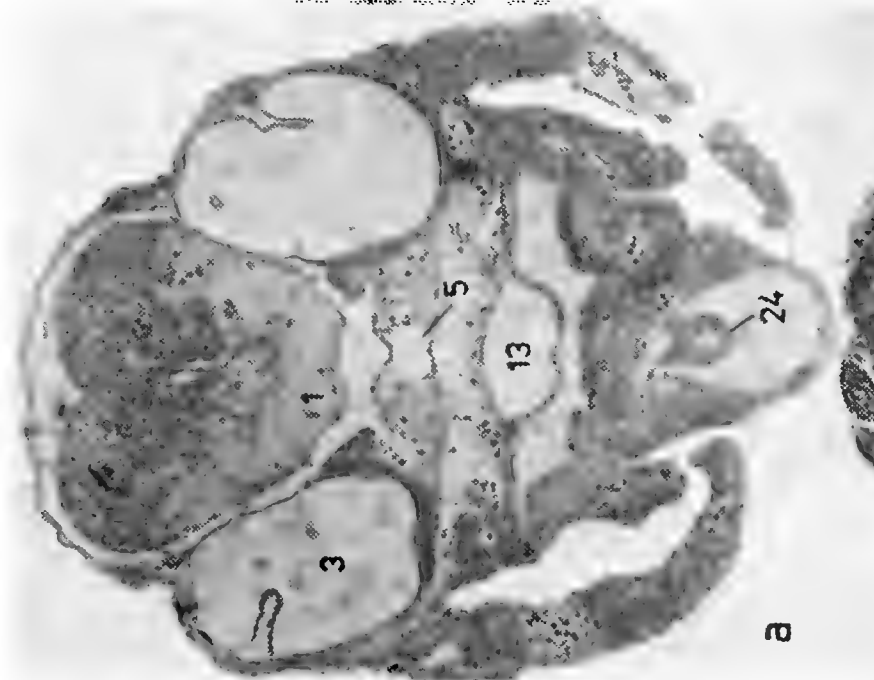
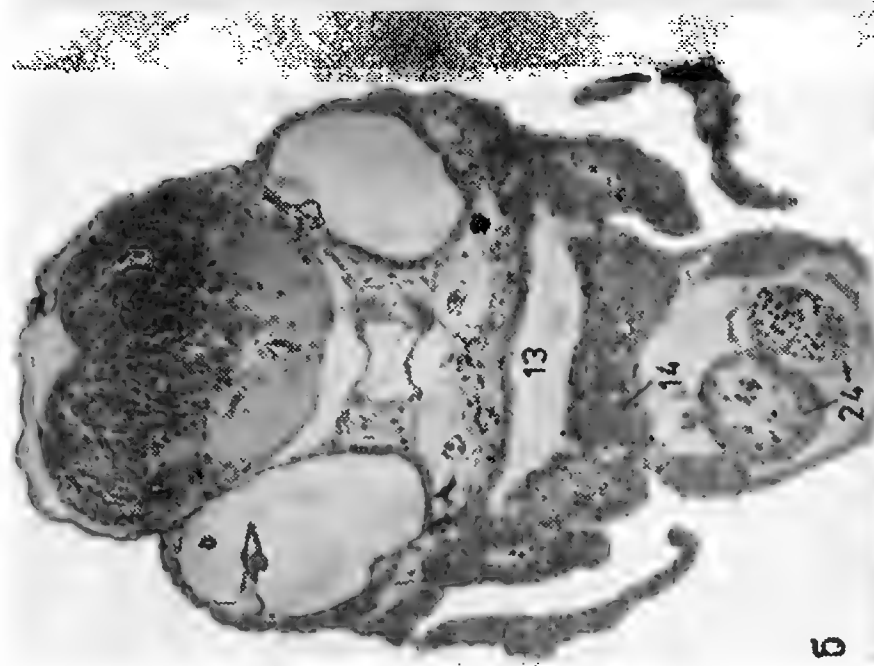
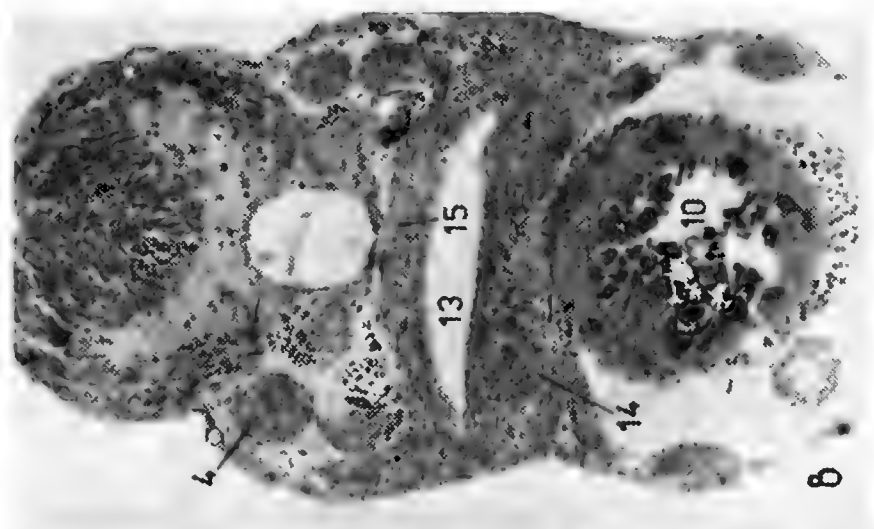


Рис. 11. Поперечные срезы той же личинки карпа, что на рис. 10:

а — срез на уровне остатка эпителиального тяжа пищевода, разъединяющего полости передней и средней кишки; *б* — срез на уровне середины средней кишки, X260. Гемалаун Майера + альциановый синий



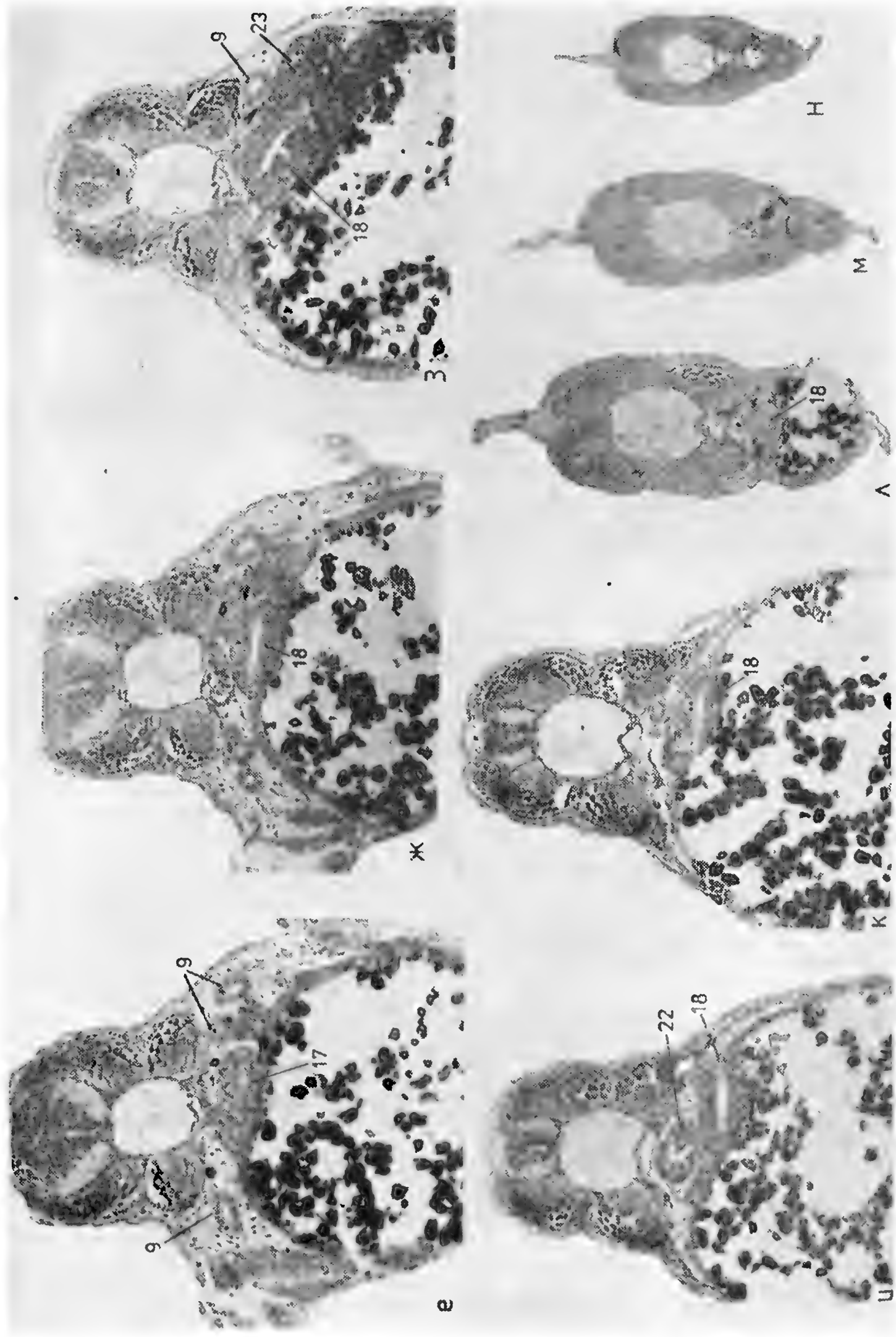


Рис. 12. Серия поперечных срезов личинки карпа (а—и) в возрасте примерно суток, расположенных последовательно в каудальном направлении, начиная со среза на уровне глотки и кончая срезом на уровне анального отверстия, $\times 84$. Азан по Гейденгайну

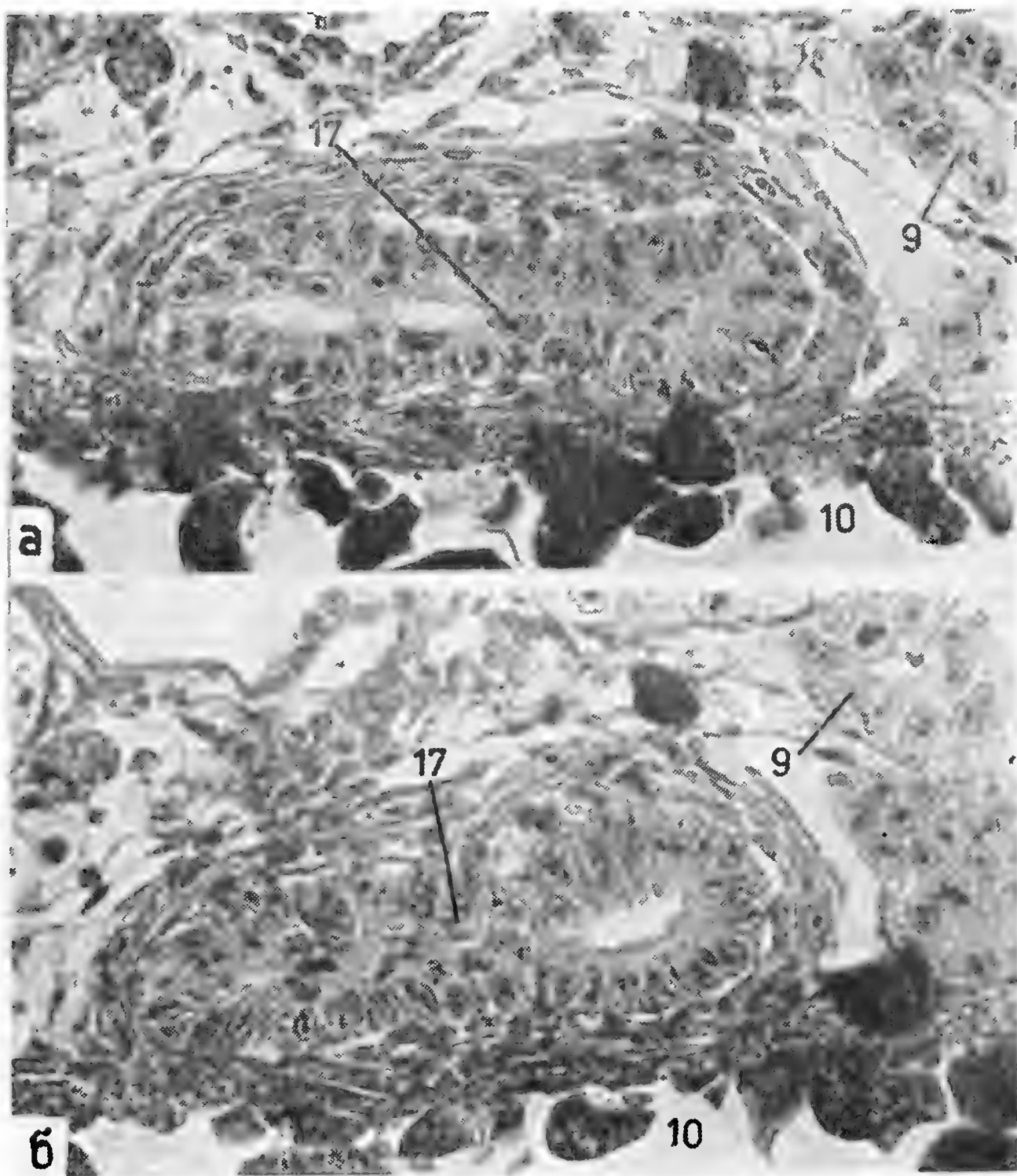


Рис. 13. Детали срезов рис. 12, *д*, *е*. В остатке эпителиального тя-
жа появились просветы, $\times 450$. Азан по Гейденгайну



Рис. 14. Сагиттальный срез личинки карпа в возрасте $1\frac{1}{2}$ суток,
 $\times 41$. Гематоксилин Гейденгайна

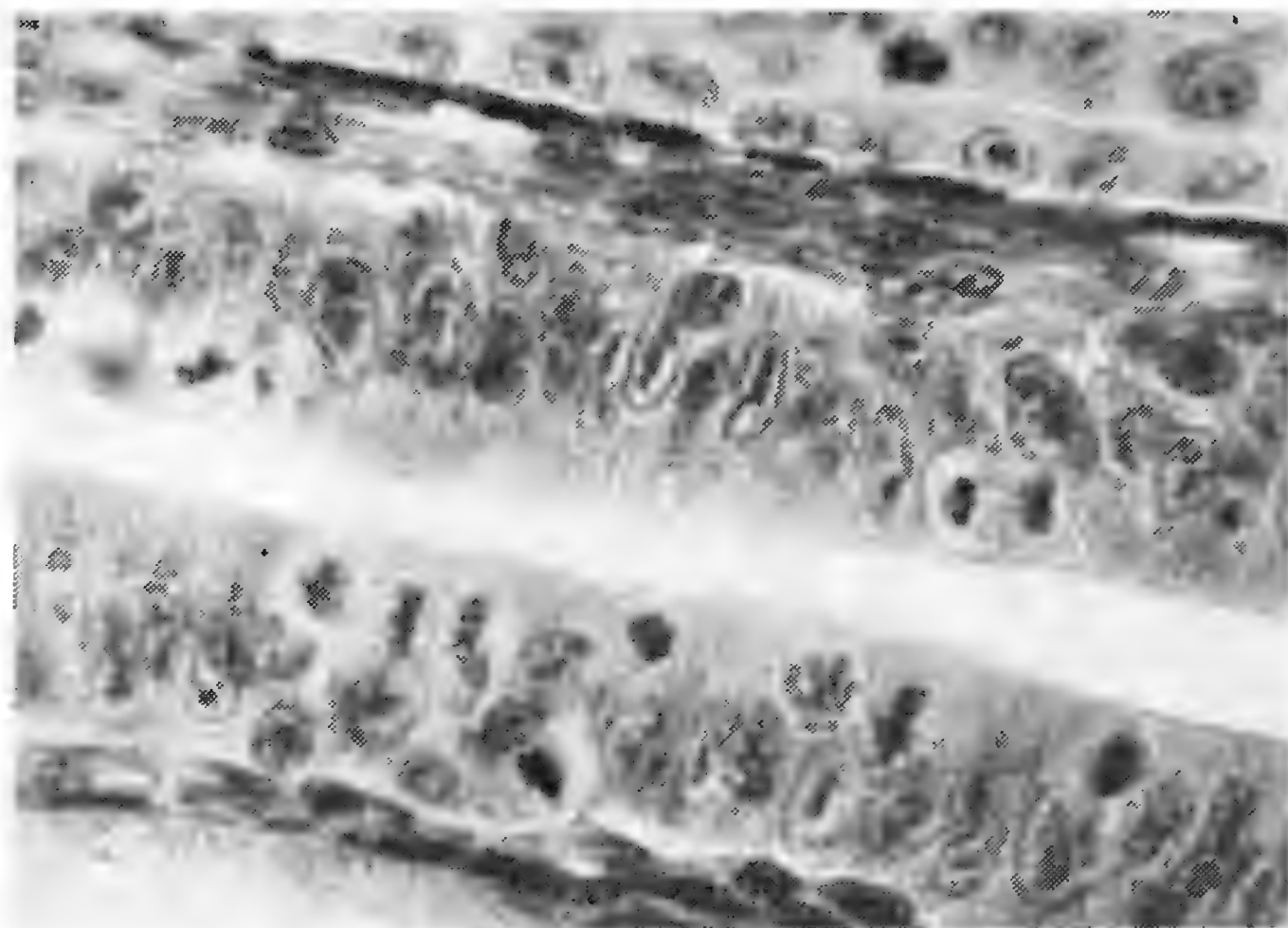


Рис. 15. Продольный срез средней кишки личинки в возрасте $1\frac{1}{2}$ суток, $\times 830$. Гематоксилин Гейденгайна

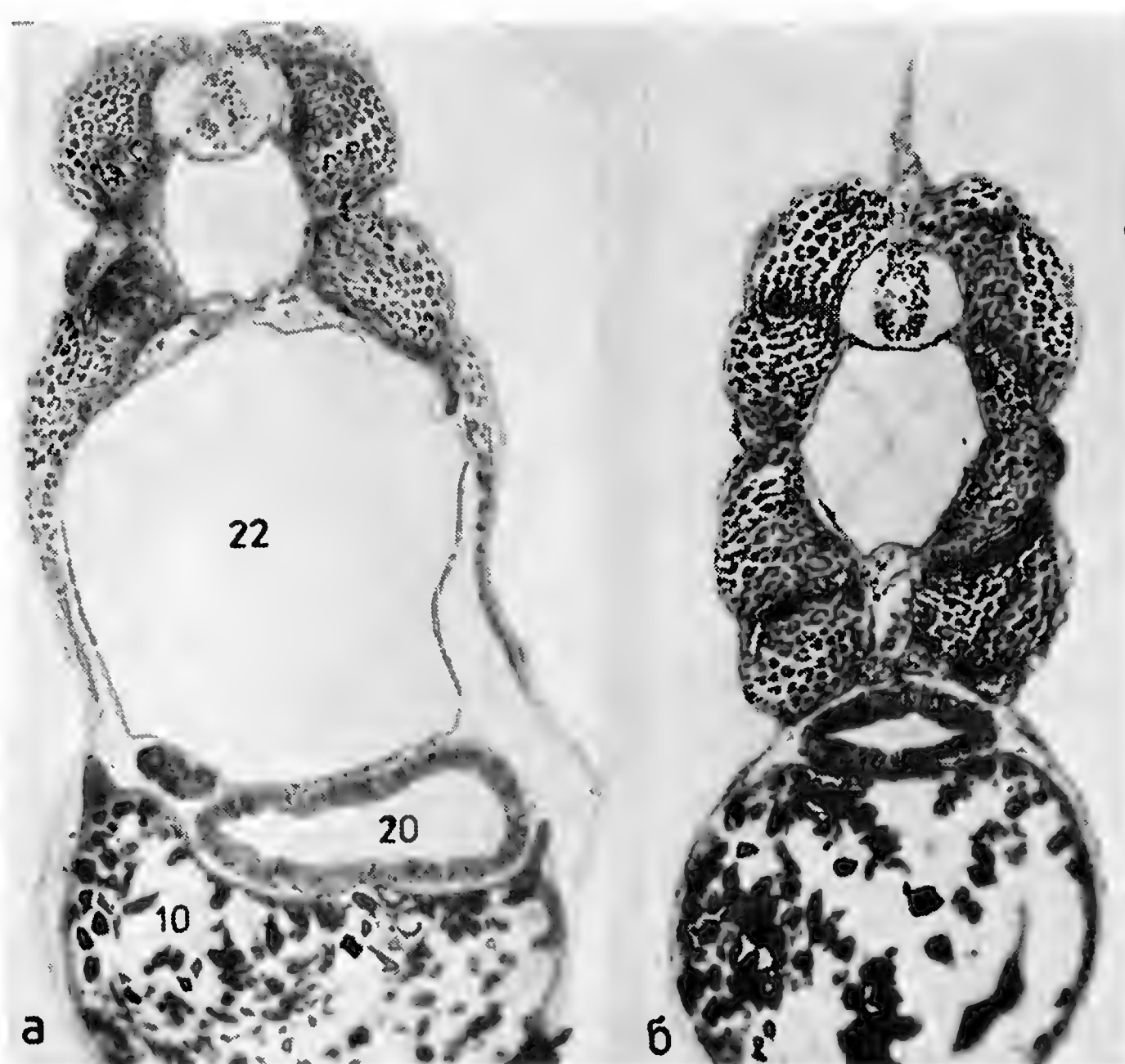


Рис. 16. Поперечные срезы трехсуточной личинки карпа:
 а — в области плавательного пузыря; б — каудальное плавательного пузыря, $\times 117$.
 Гемалаун Майера+альциановый синий

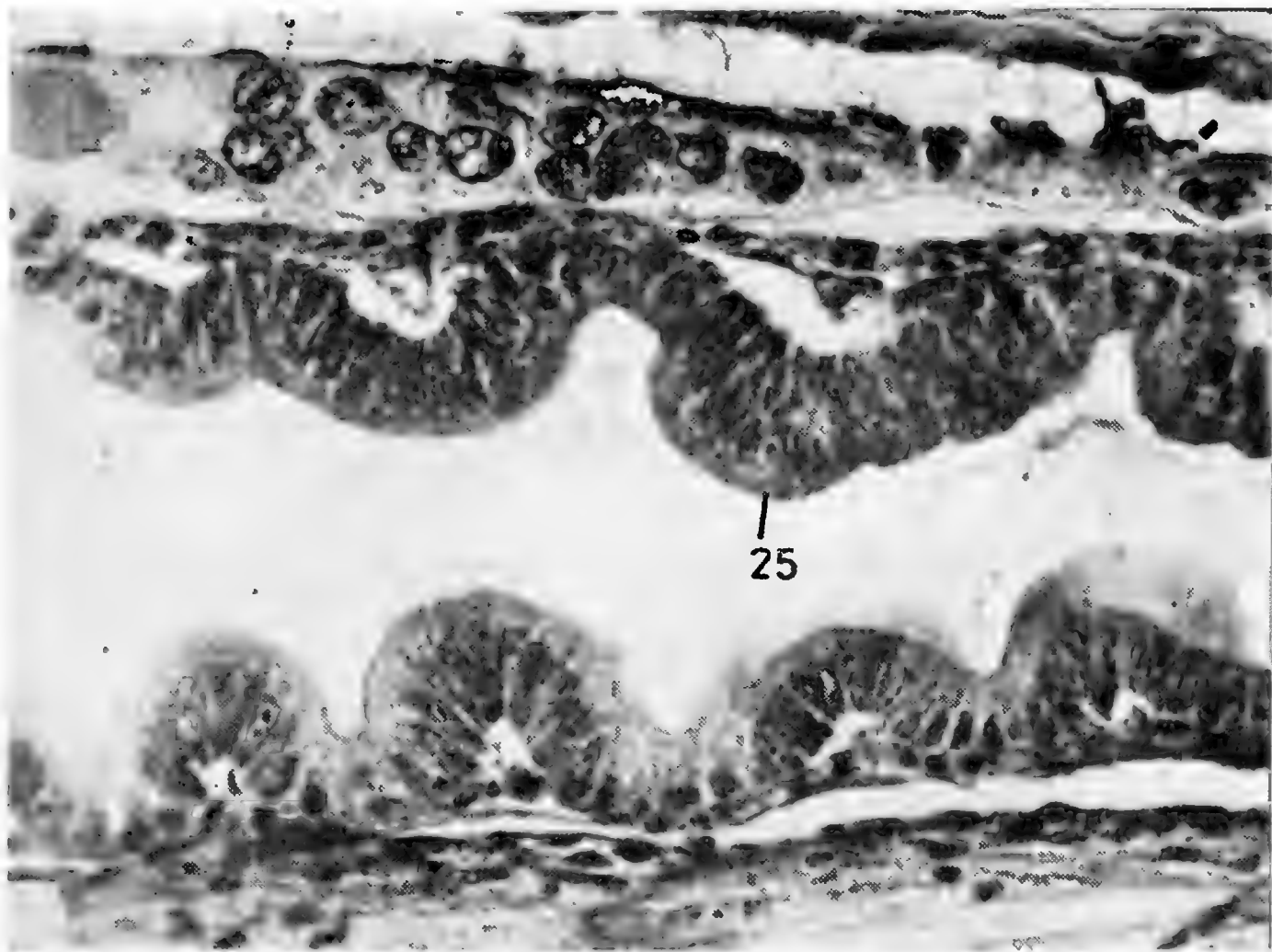


Рис. 17. Сагиттальный срез переднего отдела средней кишки личинки карпа, только что приступившей к питанию внешним кормом. Возраст 4 суток, $\times 375$. Гемалаун Майера+альциановый синий

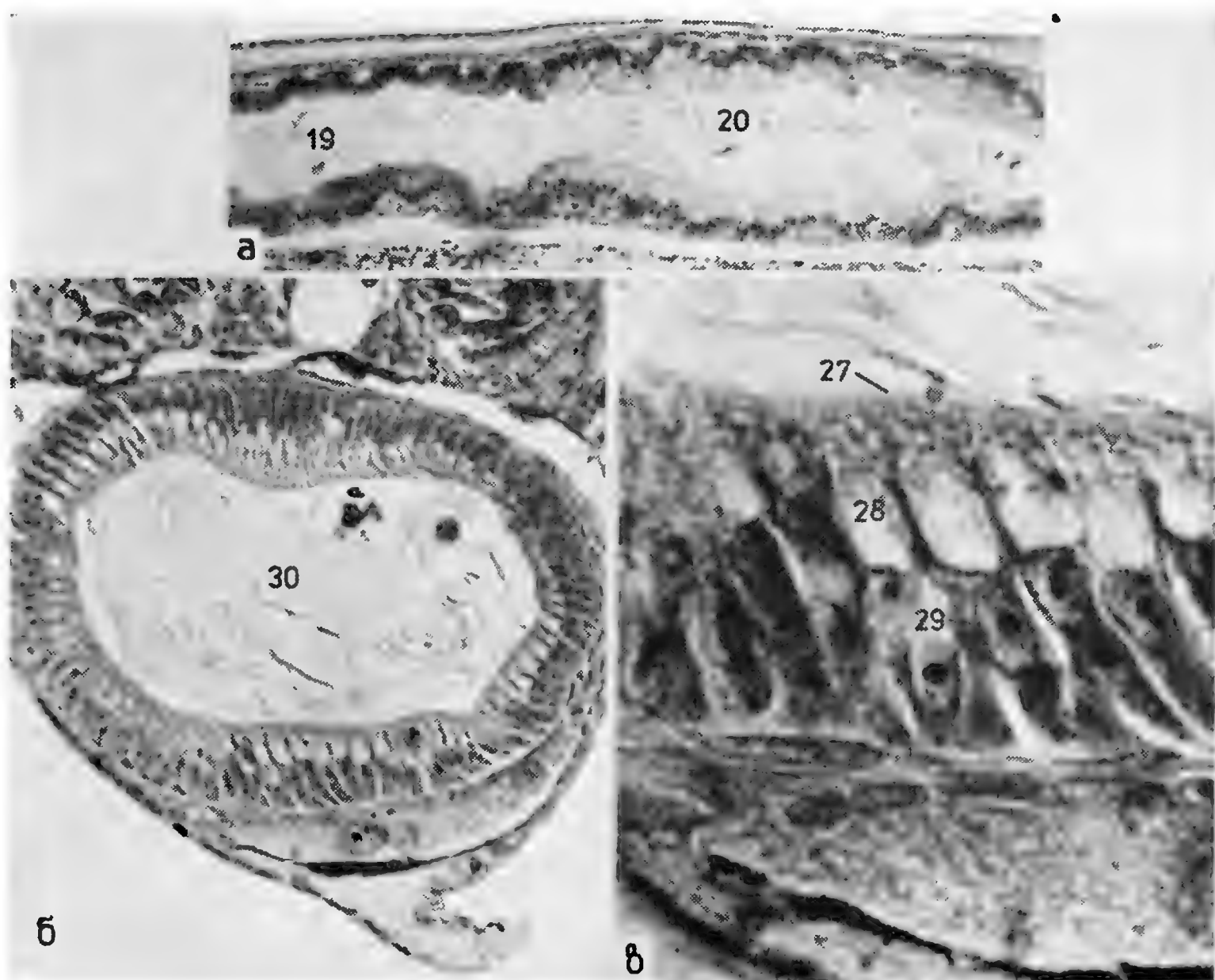


Рис. 18. Срезы средней кишки личинки карпа, через несколько часов после перехода на питание внешним кормом:

а — фронтальный срез средней кишки, $\times 50$; *б* — поперечный срез заднй части средней кишки, $\times 160$; *в* — участок стенки задней части средней кишки (деталь рис. 18, *б*), $\times 667$. Гематоксилин Гейденгайна

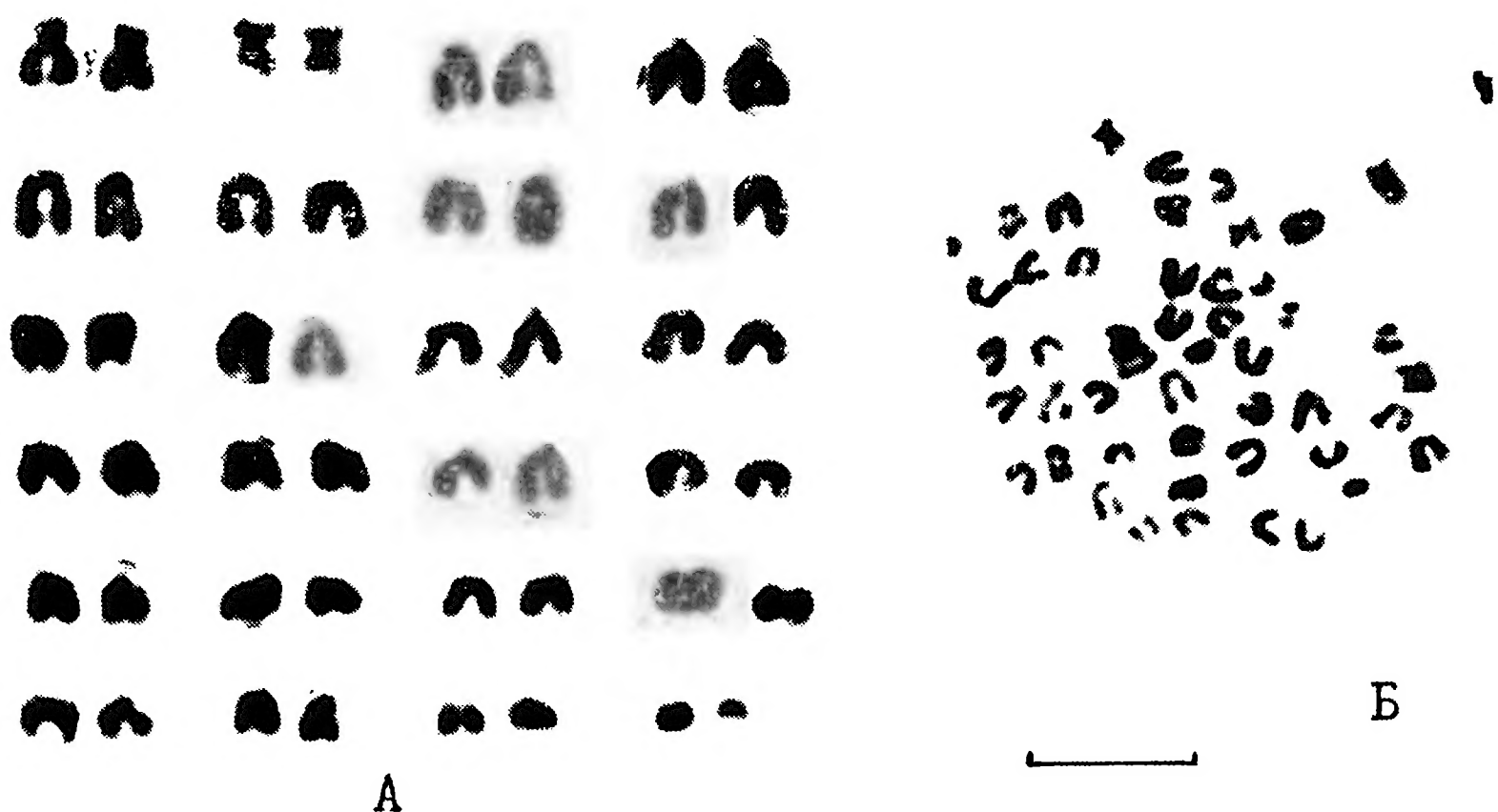


Рис. 1. Карнограмма (А) и метафазная пластинка (Б) *Chaenocephalus aceratus* (Lönnberg), $2n = 48$, $NF = 52$

Масштаб — 5

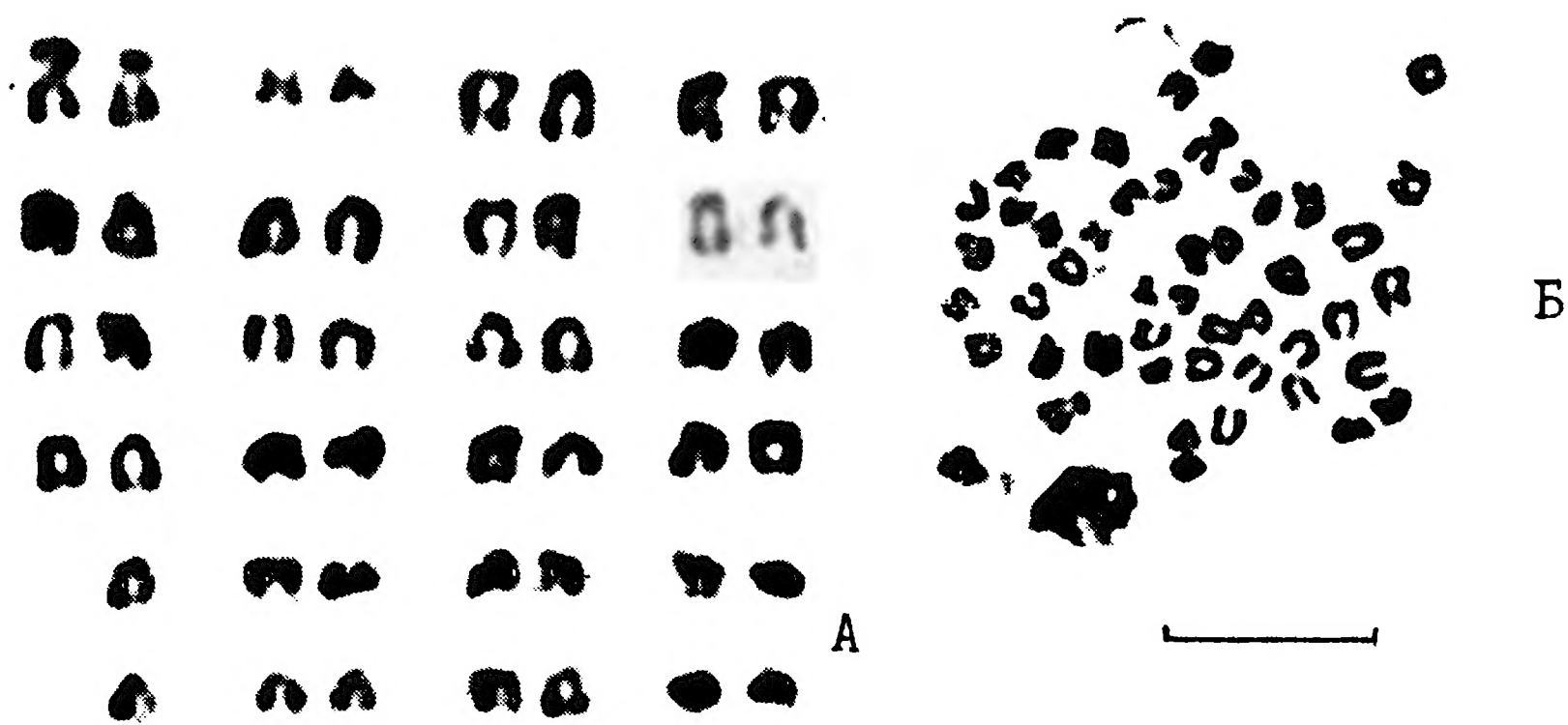


Рис. 2. Карнограмма (А) и метафазная пластинка (Б) *Chionodraco rastrospinosus* DeWitt et Hureau, $2n = 48$, $NF = 52$

Масштаб

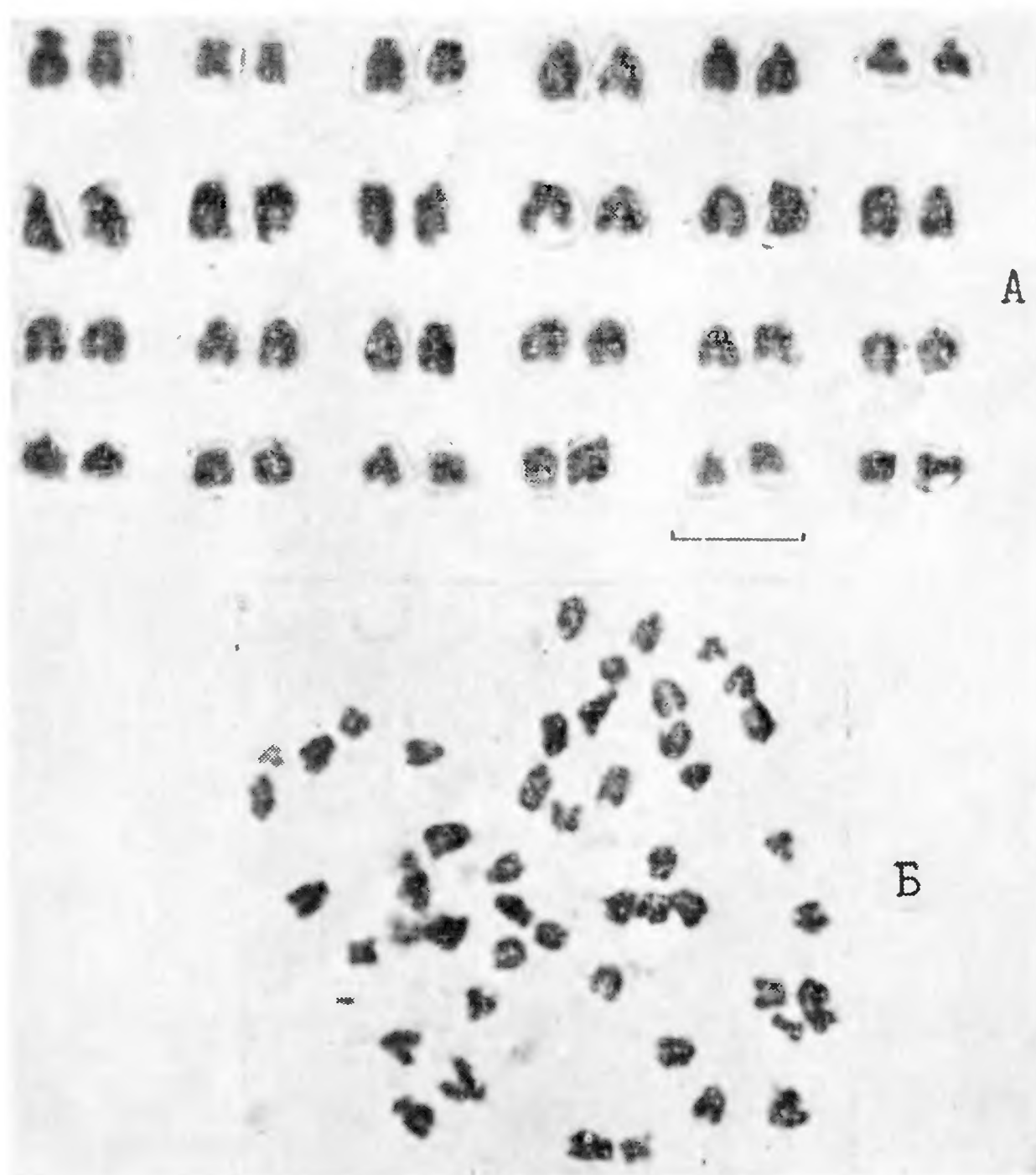


Рис. 3. Кариограмма (А) и метафазная пластинка (Б) *Pseudochachichthys georgianus*, $2n = 48$, $NF = 60$

Масштаб — 5 мкм

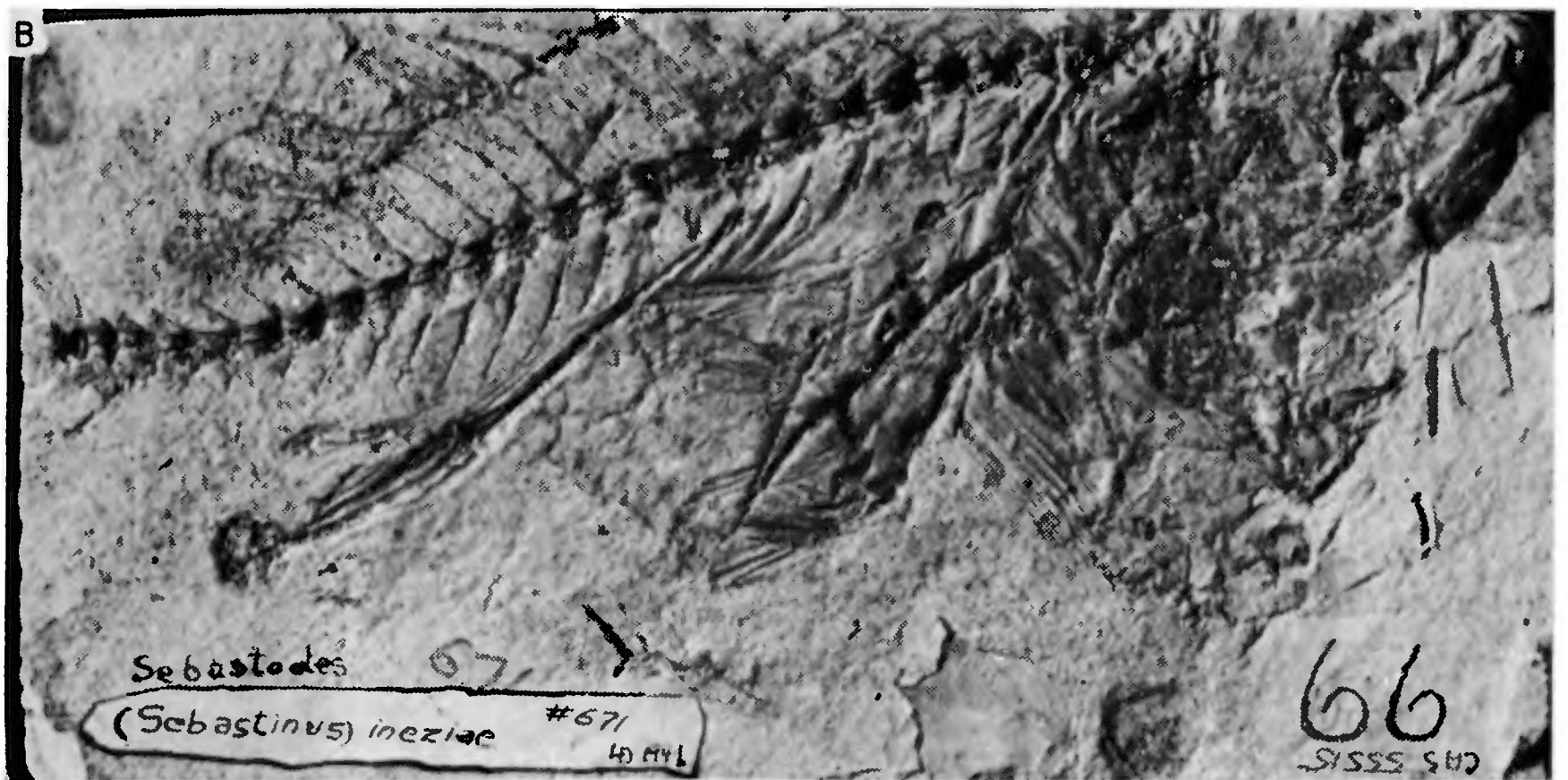
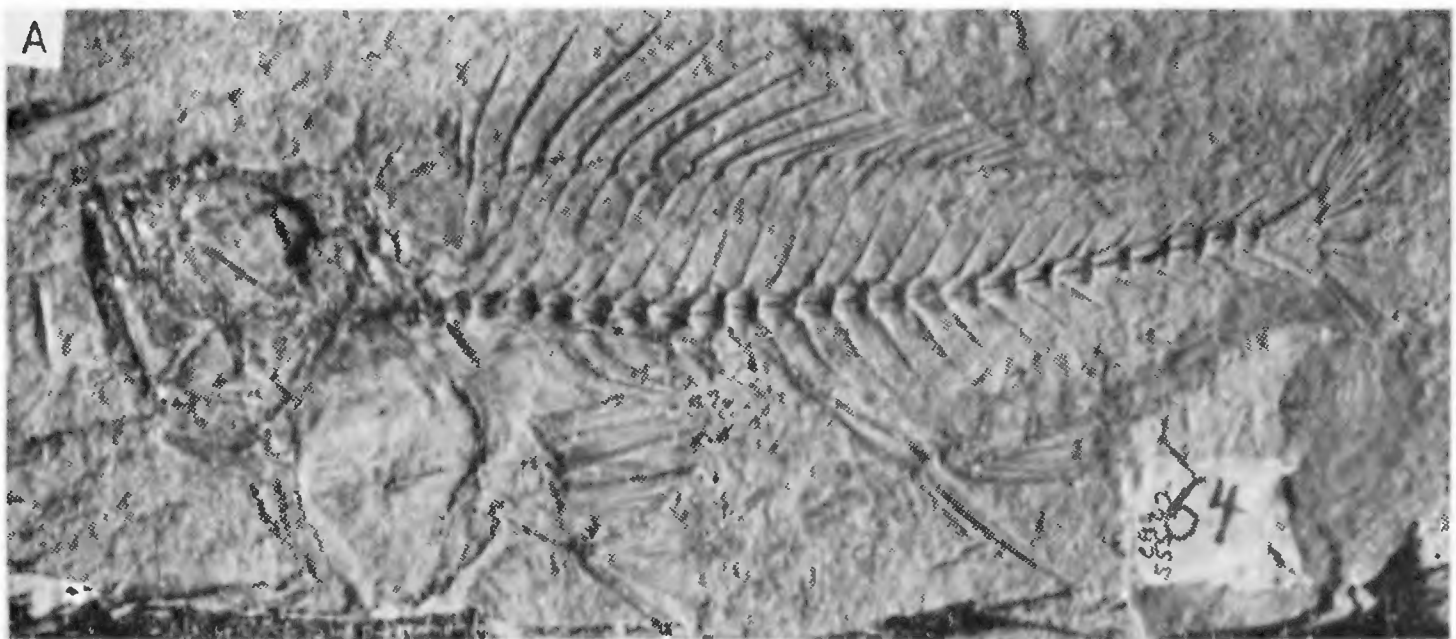


Рис. 1. А — *Sebastes* (*Sebastodes*) *defunctus* sp. nova, голотип. CAS 55 542 (549 по Джордану, 64 по Дэвиду); Б — *S.* (*Sebastodes*) *davidi* sp. n., голотип, CAS 55 621 (697 по Джордану, 67 по Дэвиду); В — *S.* (*Sebastodes*) *longirostris* sp. n., голотип, CAS 55 515 (671 по Джордану, 66 по Дэвиду)

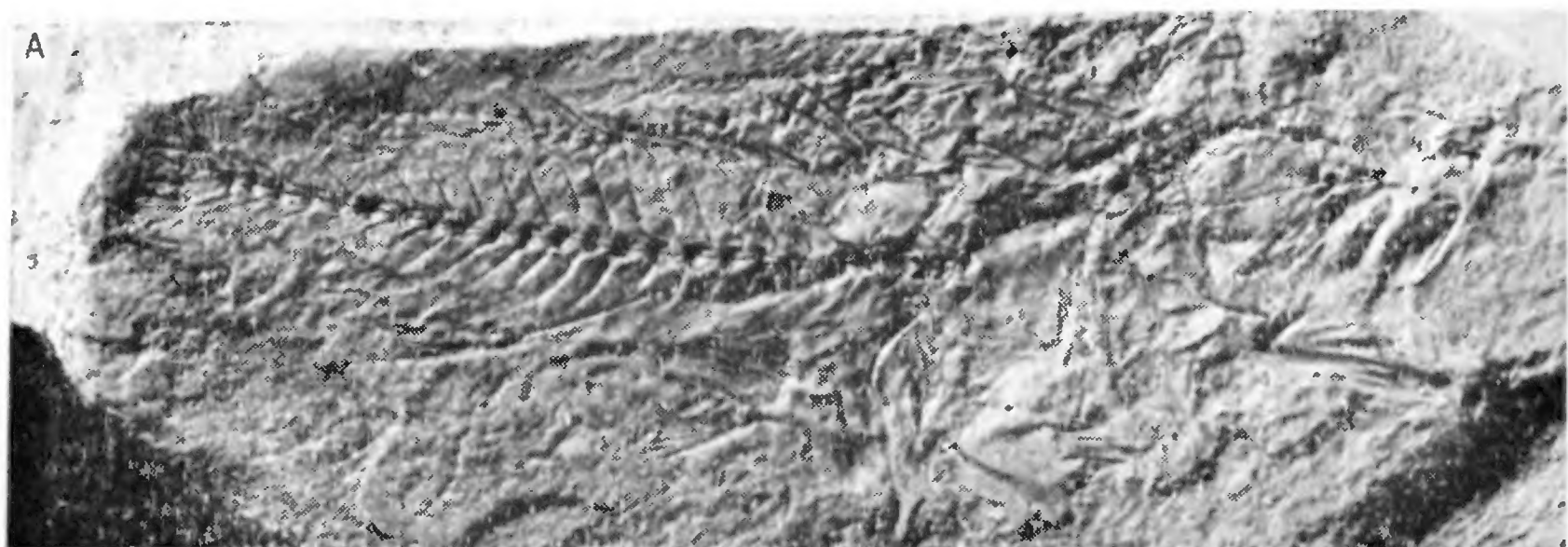


Рис. 2. А — *Sebastes (Sebastodes) thrermophilus* sp. n., голотип, CAS 55 501 (636 по Джордану), 72 по Дэвиду); Б — *S. (Sebastodes) velox* sp. n., голотип, CAS 55 528 (341 по Джордану, 57 по Дэвиду)